Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol.	36	15–71	München, 15. 12. 1996

Systematik und Paläoökologie der Küstenschnecken der nordalpinen Brandenberg-Gosau (Oberconiac/Untersanton) mit einem Vergleich zur Gastropodenfauna des Maastrichts des Trempbeckens (Südpyrenäen, Spanien)

Von THORSTEN KOWALKE und KLAUS BANDEL*)

Mit 5 Abbildungen und 10 Tafeln

Kurzfassung

Die Gastropoden des Litorals der nordalpinen Brandenberg-Gosau (Oberconiac/Untersanton) und des Beckens von Tremp (Maastricht, Südpyrenäen/Spanien) werden hinsichtlich ihrer Lebensweise und systematischen Beziehungen verglichen. Die Sedimente beider Ablagerungsräume sind durch autochthone Gastropodenvergesellschaftungen charakterisiert und konnten so einem ehemaligen Ablagerungsmilieu zugeordnet werden. Erkenntnisse zur Frühontogenese und systematischen Stellung der Faunenelemente ermöglichen Aussagen zu Paläohabitat und -salinität. Die Schneckenarten des dynamischen, stärker marin geprägten Milieus der Gosau sind fast alle durch eine Larvalentwicklung mit einem planktotrophen Veligerstadium gekennzeichnet. Im stärker gegliederten, überwiegend limnisch geprägten Küstenstreifen des Trempbeckens hingegen führten die meisten Schnecken eine dotterreiche Embryonalentwicklung durch und schlüpften kriechend. Mit Hilfe der Protoconchmorphologie konnten die bearbeiteten Gastropoden auch besser systematisch eingeordnet werden. Bisher den Rissooidea (Caenogastropoda: Littorinimorpha) und Pyramidelloidea (Heterostropha: Allogastropoda) zugeordnete Formen erwiesen sich als den Cerithioidea zugehörig. Die ausschließlich fossile Familie Cassiopidae konnte als den Cerithioidea zugehörig und den Potamididae nahe verwandt bestimmt werden. Die Familie Pseudamaurinidae sowie die Gattungen *Hermiella*, *Krumbachiella* (Cerithioidea) und *Parvonerinea* werden neu vorgestellt. Die neuen Arten *Parvonerinea nachbergensis*, *Anomalorbis brandenbergae* und *Anomalorbis harbecki* (alles Allogastropoda) werden beschrieben.

Abstract

The littoral gastropod faunas from the northern Alpine Brandenberg-Gosau (Upper Coniacian/Lower Santonian) and the southern Pyrenean basin of Tremp (Maastrichtian) are compared in regard to their palecology and taxonomy.

In both deposits sediments contain autochthonous gastropod assemblages that characterize them and assigne them to a distinct depositional environment. The course of early ontogeny and the place in the taxonomic system are reflected in protoconch morphology of the discussed gastropods and provide data about paleohabitat and -salinity. The gastropods from the Gosau

*) Dipl.-Geol. T. KOWALKE, Prof. Dr. K. BANDEL, Geologisch-Paläontologisches Institut und Museum, Bundesstr. 55, 20146 Hamburg.

have lived in a more marine and more dynamic environment and usually have an indirect mode of larval development with a planktic veliger stage. Most species from the more varied and freshwater influenced littoral of the basin of Tremp show a direct development with crawling young hatching. Protoconch morphology enabled us to carry out a systematic revision. Species that had been assigned to the superfamilies Rissooidea (Caenogastropoda: Littorinimorpha) and Pyramidelloidea (Heterostopha: Allogastropoda) actually represent members of the Cerithioidea. It was possible to fix the extinct family Cassiopidae as group within the Cerithioidea and here close to the Potamididae. We introduce the new family Pseudamaurinidae and the new genera *Hermiella*, *Krumbachiella* (Cerithioidea) and *Parvonerinea* and define the new species *Parvonerinea nachbergensis*, *Anomalorbis brandenbergae* and *Anomalorbis harbecki* (all three Allogastropoda).

Inhalt

1. Einleitung

Das Ablagerungsmilieu der Gosau in den Nördlichen Kalkalpen läßt sich mit dem der Sedimente des Trempbeckens in den südlichen Mittelpyrenäen vergleichen. Die Genese beider Ablagerungsbereiche geht auf raumverengende Tektonik zurück.

In den Nördlichen Kalkalpen bewirkte die Deckengenese als Folge von Subduktionsvorgängen Kompressionen des epikontinentalen Intrakalkalpins. Durch diese Einengungen wurden asymmetrische Tröge mit einem flachen Nordschenkel und einem steileren Südschenkel eingemuldet. Nach Beendigung des plastischen Deformationsstadiums setzte Bruchtektonik ein und die Südschenkel der Mulden wurden abgeschert. Die beginnenden Überschiebungen setzten sich fort und es entstanden listrische Deckenbewegungsbahnen (LEISS 1990). Die Sedimentation in die intrakalkalpinen Becken war vom tektonischen Stockwerk abhängig. So zeigen die Tröge auf den basalen Decken (Bajuvarikum) kontinuierliche jurassisch-neokome Sedimente. Auf den höheren deckentektonischen Einheiten (Tirolikum) wiederholte sich die Bildung von Intrakalkalpinen Becken. Die Sedimente der oberkretazischen Gosau-Formation von Brandenberg/Tirol kamen nach Meeresingression in einem solchen Trog zum Absatz. Nach einem Hiatus im Turon griff das Oberkreidemeer transgressiv auf den Ablagerungsraum über. Es stellten sich anfangs Bedingungen eines epikontinentalen Flachmeeres ein. Durch zunehmende Subsidenz des kalkalpinen Beckens traten dann auch hemipelagische Sedimentationsbedingungen ein. Der Litoralbereich des Meeres war durch eine mehrfach oszillierende Küstenlinie geprägt, die einen raschen horizontalen und vertikalen Fazieswechsel bewirkte.

Im Pyrenäengebiet entstand infolge der Öffnung des Ozeanbodens und der Rotation der iberischen Platte ein großes Zentralbecken. Als randliche Ausläufer dieses Beckens bildeten sich zwei große Oberkreidetröge im Gebiet um Pamplona und weiter östlich zwischen Campo und Pobla de Segur (GARRIDO-MEGIAS 1973). Das Becken von Tremp stellte den östlichen Randbereich des letztgenannten Troges dar. In der von Santon bis Maastricht andauernden Ausdehnungsphase mit rascher Beckensubsidenz bildeten marine Mergel mit Turbiditen und Olisthostromen das vorherrschende Sediment (NAGTEGAAL 1972). Im Untermaastricht trat infolge der Kollision der iberischen mit der europäischen Platte ein Wechsel zur Kompressionstektonik ein. Die vorherrschenden Sedimente stellen flachmarin gebildete Kalkarenite (Arèn-Sandstein) sowie kohlig-mergelige und kalkige Küsten- und Lagunensedimente dar, aus denen die untersuchten Gastropoden stammen.

Die Sedimente des Trempbeckens kamen also in einem ruhigeren Milieu auf autochthonem Untergrund zum Absatz, wogegen die Gosausedimente in einem dynamischen Milieu auf allochthonem Untergrund gebildet wurden. Sedimente des Küstenbereichs konnten in der Gosau (Krumbachalm, Nachbergalm, Zöttbachalm) und in Tremp mittels charakteristischer Gastropodenvergesellschaftungen einem ehemaligen Ablagerungsmilieu zugeordnet werden.

Das abgebildete Material wird unter den Inventarnummern 1996 III 1 - 1996 III 50 in der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie, München, aufbewahrt.

2. Paläoökologie

Wie der Vergleich mit heutigen Faunengemeinschaften erkennen läßt, traten auch in fossilen bestimmte Gastropodenarten immer in ähnlichen Faziesbereichen auf. Maßgebliche Faktoren, die die Besiedlung eines Paläobiotops steuerten, waren, wie im Rezenten, die Wasserenergie (Bewegtwasser/Ruhigwasser), die Salinität sowie das Klima. Durch Gastropodengemeinschaften charakterisierte Zonen (Biofaziesbereiche) sind in der Regel nicht sehr scharf begrenzt, sondern überlappen mehr oder weniger miteinander wie das im Rezenten auch der Fall ist.

Abb. 1: Legende zu den Profildarstellungen

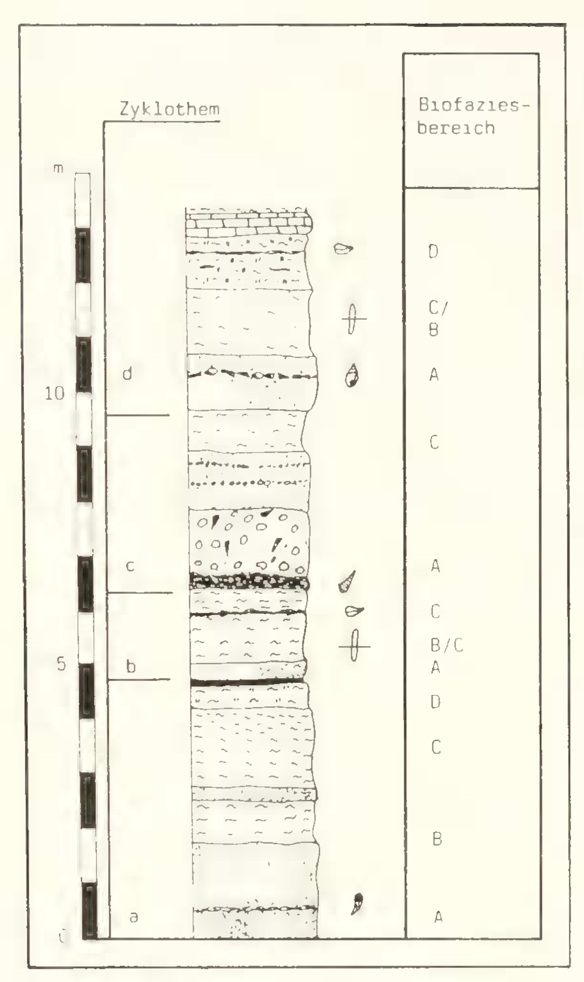


Abb. 2: Biofazielles Profil des mittleren Nachberggrabens (Brandenberg)

Herm (1977) beschrieb im Rahmen von Profilanalysen in der Gosau von Brandenberg zyklische Sedimentabfolgen. Bei der Rekonstruktion der Zyklotheme wurden Sukzessionen vom vollmarinen karbonatischen Bewegtwasserbereich über das Litoral, den brackisch-lagunären Ruhigwasserbereich zu pflanzenreichen Verlandungszonen mit vorwiegend Süßwassereinfluß erfaßt. Herm ordnete dabei den bearbeiteten lithologischen Einheiten die typischen Faunengemeinschaften zu.

Im folgenden werden nun, analog für den im Rahmen dieser Arbeit untersuchten Bereich und im Sinne Herms, den lithologischen Einheiten charakteristische Fossilvergesellschaftungen zugeordnet (Abb. 1, 2). Hierzu wurde die Gastropodenfauna herangezogen, da Schnecken das in der Gosau dominierende Fossilelement darstellen und bestimmte Gastropodentaxa immer gleiche Lithofaziesbereiche charakterisieren. Bei dieser Rekonstruktion der Biofazieszonen sollen insbesondere neue Erkenntnisse zur Lebensweise und Paläohabitat der Faunenelemente Berücksichtigung finden (Abb. 3). Die Hippuriten-Korallen-Vergesellschaftung als Endglied der Oszillation im marinen Bereich (Herm 1977) ist in den

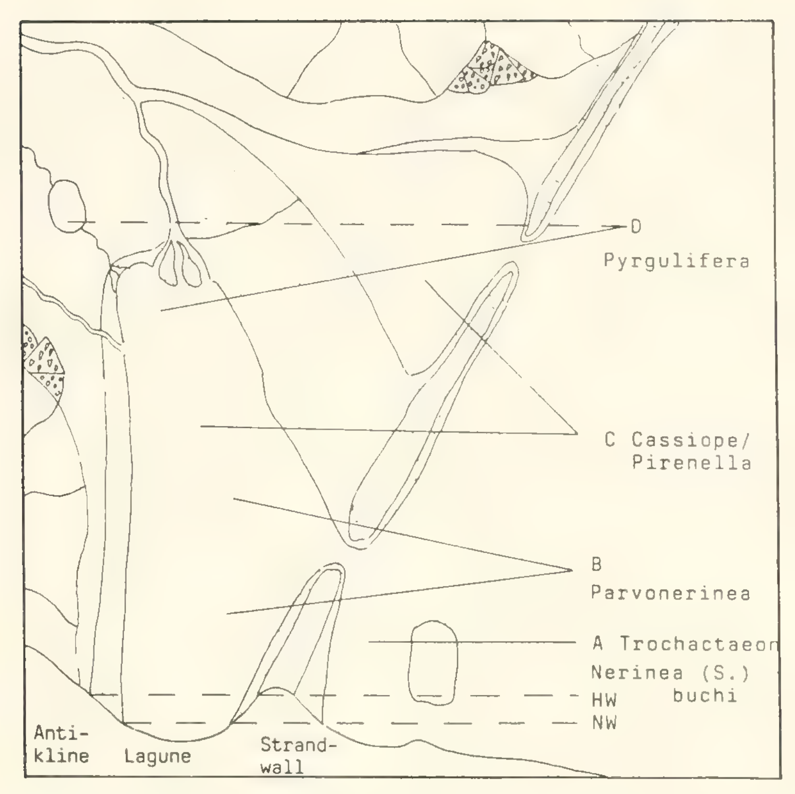


Abb. 3: Lebensbereiche der Gastropodenvergesellschaftungen im gegliederten Küstenstreifen der Brandenberg-Gosau

bearbeiteten Profilabschnitten nicht dokumentiert. Es weist auch die geringste Schneckendiversität auf. Ein Beispiel hierfür findet sich oberhalb der Straße Oberberg-Atzl bei Brandenberg, wo ein mehrere Meter mächtiges Hippuriten-Riff („Atzl-Riff") erhalten ist. Zur Charakterisierung der lithofaziellen Einheiten der bearbeiteten Küstensedimente wurden folgende Gastropodengemeinschaften beschrieben (in der Sukzession vom marinen zum brackischen Habitat):

A: *Trochactaeon - Nerinea* (*Simploptyxis*) *buchi*-Vergesellschaftung

Das vorherrschende Sediment, welches diese Faunengemeinschaft häufig in monotypischen Massenvorkommen charakterisiert, ist aus laminierten Grob- bis Mittelsanden zusammengesetzt. Strukturen wie Schrägschichtung, Geröllagen, zusammengeschwemmte Fossillagen und Krebsbauten deuten auf einen vollmarinen, hochenergetischen Ablagerungsraum im Strand und Vorstrandbereich hin. Untergeordnet auftretende siltige Abschnitte mit Erosionsrinnen und aufgearbeiteten Restgeröllagen belegen einen Ablagerungsraum, der mit den Gezeitenebenen rezenter Küsten vergleichbar ist (Herm 1977). In der näheren Umgebung bildeten vollmarine Gastropoden in hoher Populationsdichte häufig monotypische Siedlungen. Neben *Trochactaeon* und *Actaeonella* sind Nerineen-Großformen der Untergattung *Simploptyxis* typische Vertreter dieses Habitats. Als Begleitfauna kommen untergeordnet Brackwasserarten vor, die gegenüber vollmarinen Bedingungen Toleranz zeigen (z. B. *Cassiope*). Recht häufig

treten auch Radiolitiden auf, die ebenfalls für diesen Ablagerungsraum als typisch gelten. Sie stellen Pionierbesiedler unter den Rudisten in der marinen Bewegtwasserzone dar. So beschrieben HERM & SCHENK (1971) Fälle von parasitärer Epökie von *Radiolites angeoides* auf *Trochactaeon sp.*. Hier stellten die Schalenpflaster von *Trochactaeon* in flachmarinen Rinnen offenbar einen geeigneten festen Untergrund für die Ansiedlung der Rudisten dar, die somit strandnahe, möglicherweise sogar im unteren Gezeitenbereich lebten.

B : *Parvonerinea nachbergensis* n.g.n.sp. - Vergesellschaftung

Die Vergesellschaftung mit *Parvonerinea nachbergensis* n.g.n.sp. ist charakteristisch für feinkornige, siltig-schlickige Sedimente. Die in hoher Populationsdichte auftretenden Nerineiden lebten wahrscheinlich als Vertreter der autochthonen Infauna im Sediment. Als Begleitelemente treten Neritidae und untergeordnet Brackwasser-Cerithioideen hinzu, die aus benachbarten Biotopen stammen. Als Epoken treten häufig Kalkalgen auf, wohingegen Hydrozoen und Bryozoen fehlen, die in der Vergesellschaftung A haufig Schalen besiedelten. Als Habitat der *Parvonerinea nachbergensis* n.g.n.sp.-Vergesellschaftung ist ein Übergangsbereich vom marinen zum leicht brackischen Milieu wahrscheinlich, ein Bereich der äußeren Lagune und marinen Stillwasserlagune. Dieser ist durch geringere Wasserenergie gekennzeichnet als der der Vergesellschaftung A und es traten Salinitätsschwankungen auf.

C : *Cassiope - Pirenella* - Vergesellschaftung

Es sind siltig-mergelige Sedimente mit eingeschalteten sandigen Lagen und Schillbändern, die durch diese Vergesellschaftung charakterisiert werden. *Cassiope* und *Pirenella* bilden die oft massenhaft vorkommenden Charakterfossilien und lebten wahrscheinlich im brackisch-lagunaren Milieu mit Zugang zum offenen Meer. Als Begleitfauna treten *Echinobathra*, *Terebraliopsis* und *Hermiella* n.g. auf, die in ihrer Ontogenese und Lebensweise mit rezenten Brackwassergastropoden der Familie Potamididae innerhalb der Cerithioidea vergleichbar sind. Sehr haufig sind in dieser Vergesellschaftung *Corbicula* Muscheln, oft doppelklappig noch in Lebendstellung erhalten. Sie deuten als autochthone Vertreter ebenfalls auf ein brackisch-lagunäres Milieu.

In dem Ablagerungsraum lebte trotz der herabgesetzten Salinitat eine reichhaltige Infauna, wie an der Bioturbation ersichtlich ist. Knollige und wellige Bankoberflächen sowie das Auftreten von Schillagen deuten auch auf wiederholte Umlagerungsprozesse hin, wobei aber der gute Erhaltungszustand der Schillkomponenten einen kurzen Transport bei geringer Wasserenergie dokumentiert.

D : *Pyrgulifera* - Vergesellschaftung

Zwischen dieser Vergesellschaftung und der Vergesellschaftung C bestehen lückenlose Ubergange. Allerdings sind durch die *Pyrgulifera* Vergesellschaftung charakterisierte siltig-mergelige Sedimente durch einen deutlich hoheren Gehalt an Pflanzenresten gekennzeichnet. Das sehr ruhige Milieu lag wohl im (schwach-) brackischen Verlandungsbereich einer Lagune. Gelegentlich auftretende Schillagen und Tongerolle deuten auf periodisch auflebende stärkere Strömung in der sonst meist ruhigen Umgebung hin. HERM (1977) interpretierte diese Sedimente als Absatze von Prielen, die einen Ablagerungsraum einer „lower marsh" (unterer Kustensumpf) durchzogen. HARBECK (1989) beschrieb die Charakterform *Pyrgulifera* vorwiegend aus durchwurzelten Mergeln, was auf ein der rezenten Mangrove-Zone vergleichbares Habitat hindeutet. In Ajka/Ungarn trat *Pyrgulifera* zusammen mit *Melanopsis* und Unioniden im vornehmlich von Süßwasser beeinflußten Bereich auf.

Pyrgulifera findet sich häufig in nahezu monotypischen Vorkommen. Als Begleitfauna treten untergeordnet Brackwassercerithioideen wie in den Bereichen B und C auf. Da Unioniden und Characeen in den bearbeiteten Profilabschnitten fehlen, gelangte dieser Bereich des Küstensumpfes nicht zur vollständigen Aussüßung.

HARBECK (1989) faßte die Fossilien des Trempbeckes zu Fossilvergesellschaftungen zusammen und rekonstruierte für diesen Ablagerungsraum eine modellhafte Abfolge von Biofaziesbereichen (Abb. 4, 5). Vom vollmarinen zum limnischen Milieu sind dies :

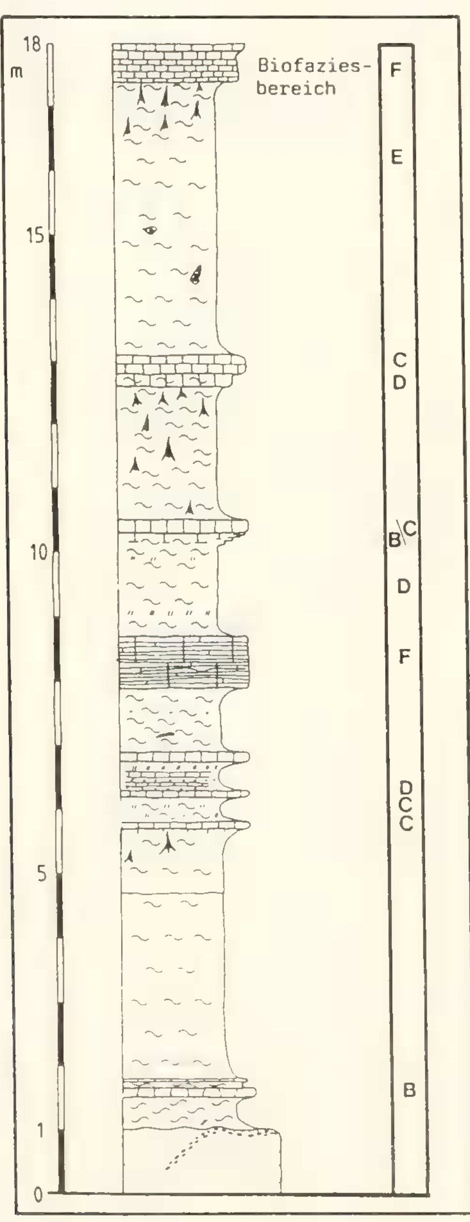


Abb. 4: Biofazielles Profil des Isona-Member der Tremp-Formation NE Isona (nach HARBECK 1989, verändert)

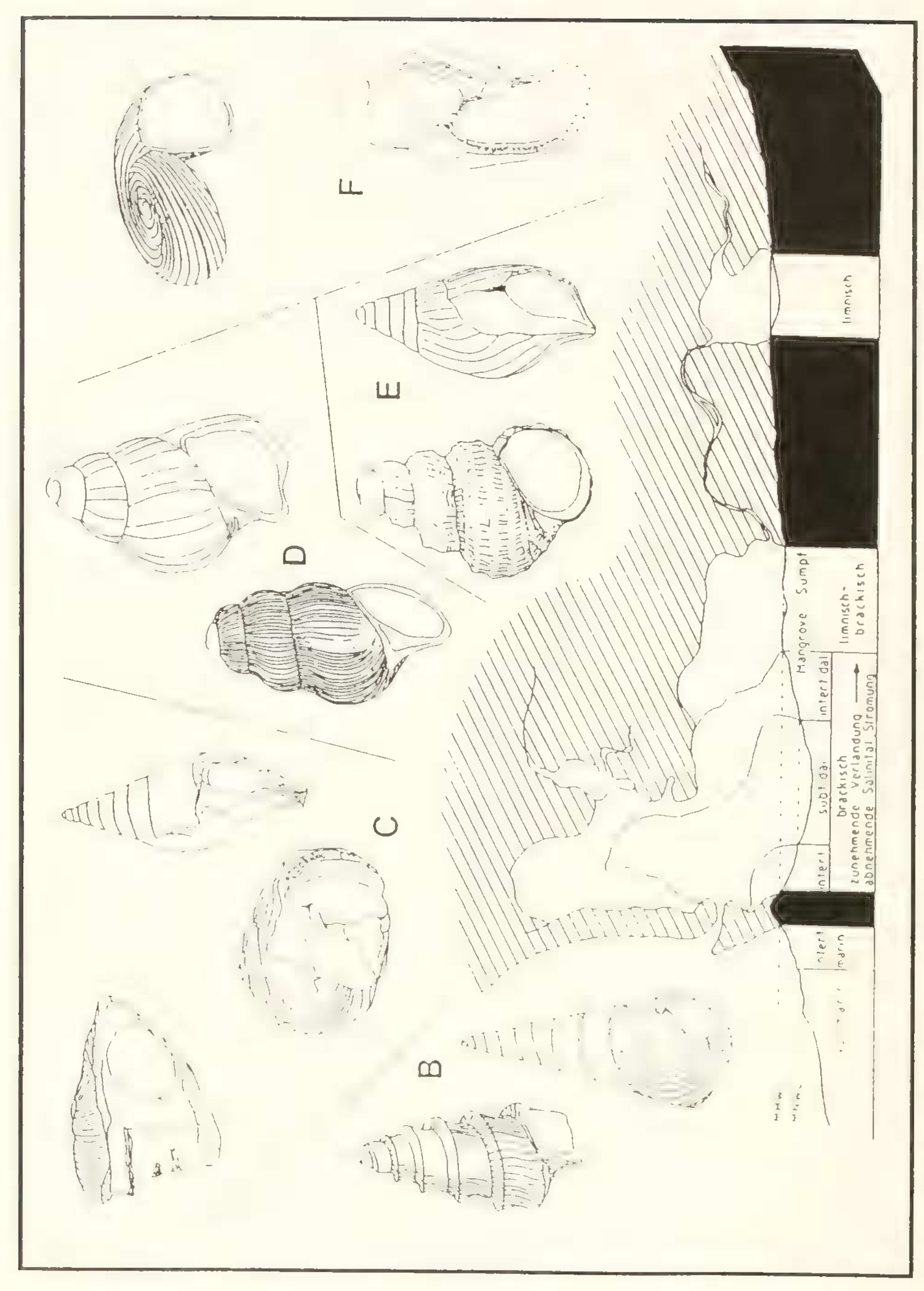


Abb. 5: Lebensbereiche der Gastropodenvergesellschaftungen im gegliederten Küstenstreifen des Beckens von Tremp (nach Harbeck 1989, verändert)

Bereich A : Rudisten - Korallen

In Abhängigkeit von Sediment und Wasserenergie wechselte die Zusammensetzung der Vergesellschaftung. In klarem Wasser innerhalb des durchlichteten Bereichs siedelten Hippuriten und Korallen auf mikritisch-kalkigem Sediment. Wo klastische Schüttungen überwogen, sowohl auf der dem Meer zugewandten Außenseite mit gut sortiertem ausgewaschenen Riffschutt als auch auf der Innenseite mit schlecht sortiertem groben Sediment, stellten Radiolitiden marine Pionierbesiedler dar. Im Rückriffbereich traten Gastropoden der Gattung *Trochactaeon* als typische Bewohner vollmariner Lagunen mit ruhigem Wasser hinzu. Der Lebensraum verbrackte anschließend meist, so daß die Rudisten und Korallen abstarben und Austern als Anheftungssubstrat dienten.

Bereich B : Allogastropoden - *Nerinea*

Die Charakterfossilien dieses Bereichs sind Nerineen und andere Allogastropoden mit heterostrophem Protoconch. Seltener treten Neritidae auf. Das sandige Sediment mit Linsen- und Flaserschichtung deutet auf den Bereich einer ungeschützten Außenlagune hin, ein prinzipiell marines Habitat, das jedoch Salinitätsschwankungen unterworfen sein konnte.

Bereich C : Neritidae - *Melanopsis serchensis*

Die Charakterfossilien dieser Vergesellschaftung sind unter den Schnecken Neritidae und *Melanopsis serchensis* (mit planktotropher Veligerlarve). Als Begleitfauna und zahlenmäßig häufiger als Schnecken treten autochthone *Corbicula* Muscheln hinzu. Diese blieben häufig in Lebendstellung mit nicht disartikulierten Klappen in dichten Siedlungen lagenweise erhalten, was auf plötzliche Sedimentationsschübe hinweist, wie sie heute in solchen Milieus auftreten können (Bandel & Wedler 1987). Aus der Vergesellschaftung und dem von ihr charakterisierten siltig-mergeligen Sediment mit Sandlagen und Schillbanken wird auf ein brackisches Milieu mit Zugang zum offenen Meer geschlossen (Harbeck 1989).

Bereich D : Hydrobiiden

Den Hydrobiiden ähnliche kleine Caenogastropoden verschiedener Arten charakterisieren Mergel mit hohem Anteil organischer Substanz. Marine Faunenelemente fehlen. Als Habitat gilt die Zone eines flachen Stillwasser-Verlandungsbereichs. Hydrobiide Schnecken könnten auch im Supratidalbereich gelebt haben, da sie wie ihre heutigen Verwandten keine permanente Wasserbedeckung benötigten.

Bereich E : *Pyrgulifera* - *Melanopsis crastina*

Die Gastropoden dieser Vergesellschaftung weisen alle eine direkte Entwicklung ohne freischwimmende Veligerlarve auf. Die durch diese Faunengemeinschaft charakterisierten durchwurzelten Mergel werden mit rezenten Ablagerungen der Salzwiese bzw. dem unteren Küstensumpf, der heute in den Tropen von der Mangrove eingenommen wird, verglichen. Die in der Vergesellschaftung als Begleitfauna auftretende Gattung *Echinobathra* wäre einer modernen Mangroveschnecke vom Typ *Terebralia* vergleichbar.

Bereich F : *Physa* und Planorbiden

Sedimente mit autochthonen, den modernen *Physa* und Planorbiden ahnelnden Gastropoden werden als Süßwasserablagerungen interpretiert. Dies wird durch das häufige Auftreten von Characeenresten und -oogonien bestatigt. Eingeschwemmte Landschnecken sind allochthone Faunenelemente, die aber authochthone Bewohner der Schwemmlandebene und des ausgetrockneten Küstensumpfs darstellen können.

All diese Faziesbereiche liegen eng beeinander und sind sowohl lateral als auch in der Profilsäule miteinander verzahnt (HARBECK 1989, ZIELINSKI 1989).

3. Systematischer Teil

3.1 Unterklasse Neritimorpha GOLIKOV & STARABOGATOV 1975

Überfamilie Neritoidea RAFINESQUE 1815
Familie Neritidae RAFINESQUE 1815
Unterfamilie Neritinae RAFINESQUE 1815

Gattung *Neritoplica* OPPENHEIM 1892
(Taf.1, Fig.1)

Typus: *Neritoplica globulus* (DESHAYES) OPPENHEIM 1892 (= *Neritoplica umplicata* [SOWERBY]) aus dem späten Paläozän des Pariser Beckens.

Art *Neritoplica matheroni* (OPPENHEIM 1892)
(Taf.1, Fig.1)

1895 *Neritina (Neritoplica) Matheroni* - OPPENHEIM: 341, Taf. 17, Fig. 6 - 8.
1970 *Neritoplica mathéroni* (OPPENHEIM) - SCHENK: 32, Taf. 1, Fig. 11 a, b.

Material: Neben dem abgebildeten Exemplar, 1996 III 20, wurden fünf weitere aus der Sammlung der Autoren, GPIuM Hamburg, untersucht.

Beschreibung: Das kugelige bis eiförmige, dünnschalige Gehäuse ist glatt und mit variablem Streifenmuster ornamentiert, das sich rotbraun vom beigefarbenen Grund abhebt. Bander bilden regelmaßige Muster, die den Anwachsstreifen gedrangt oder in Abstanden folgen können, aber auch zickzackartig verlaufen. Sie verbreitern sich zur Basis hin. Der Naht folgt oft ein spiraler Farbstreifen, andere Streifen verzweigen sich bei Annäherung an die Mundung und zerfließen in breite Farbflecken (SCHENK 1970). Die Mundung hat einen schief halbkreisförmigen Querschnitt mit scharfem, schwach geschwungenen Rand. Die etwas verdickte, glatte Innenlippe ist rundlich begrenzt und reicht nur wenig uber die Windungsansatze hinaus. Die Spindelkante ist z.T. gerunzelt und mit einem adapikalen Mündungszahn versehen. Die Innenwände der Windungen sind in der für Neritiden typischen Weise resorbiert. Die Außenwande sind hingegen durch massive Kreuzlamellestruktur der dicken Innenschicht gekennzeichnet. Diese wird von einer dünnen kalzitischen Außenlage bedeckt, in der die ursprüngliche Schalenfärbung erhalten blieb.

Bemerkungen: Der einzelne Mündungszahn unterscheidet *Neritoplica* von *Neritina*, welche heute den Brackwasserbereich der Tropen kennzeichnet. Typisch für die Arten dieser Gattung ist eine planktrotrophe Larve, die sich im Meer von Phytoplankton ernährt, während sich das benthische Tier nach der Metamorphose im Brackwasser aufhält oder sogar in das

Süßwasser von Flüssen einwandert. Eine ganz ähnliche Art ist *Semineritina subhercynica* MERTIN 1939 von Quedlinburg. SCHENK (1970) schlug vor, die Exemplare mit wenigen breiten, subangularen Farbstreifen von der Art abzutrennen. Bereits OPPENHEIM (1895) wies jedoch auf die große Variabilität der Zeichnung hin, was für die modernen Neritinen bestätigt werden kann. Da die Brandenberger Art in ihrer sonstigen Gehäusemorphologie vollständig mit *N. matheroni* übereinstimmt, ist sie wohl keine eigene Art. *Neritoplica* tritt im brackisch-lagunären Milieu mit Verbindung zum offenen Meer auf. Im Profil Nachbergalm bildet die Art ein charakteristisches Begleitelement des Biofaziesbereichs C.

In der Fauna des Isona Members der Tremp-Formation fand HARBECK (1989 Taf. 6, Fig. 1A u. 1B; diese Arbeit: Taf.1, Fig. 2) eine glatte, oval-kugelige Neritide, die er als *Neritoplica cf. matheroni* bestimmte. Die Exemplare sind nicht gut erhalten, lassen aber die Mündung erkennen. Neben einem apikalen großen Zahn auf dem Columellarseptum sind mehrere kleinere Mündungszähne sowie ein gezähnelter Mündungsaußenrand zu erkennen. Die Mündungszähne weisen darauf hin, daß sich diese jüngere *Neritoplica*-Art von jener aus der Gosau erheblich unterscheidet.

Gattung *Nerita* LINNÉ 1758
(Taf. 1, Fig. 3-6)

T y p u s : *N. peloronta* Linneus 1758 aus dem karibischen Meer.

B e s c h r e i b u n g d e r G a t t u n g : Die ovale bis halbkugelige Schale besitzt ein niedriges Gewinde. Die letzte Windung umfaßt die vorherigen weitgehend. Alle Innenwände sind aufgelöst. Der Protoconch ist glatt kugelig aufgebaut und besteht aus mehreren Windungen einer aragonitischen Schale, deren Zwischenwände ebenfalls aufgelöst sind. Die Mündung ist halbkreisförmig mit Zähnchen auf dem Columellarseptum. Die Schale des Teleoconches besitzt eine äußere meist kräftig entwickelte Kalzitschicht und eine innere aragonitische Kreuzlamellenschicht. Die Skulptur besteht aus Spiralrippen und den Anwachsstreifen folgenden Kollabralrippen oder ist glatt.

Art *Nerita goldfussii* KEFERSTEIN 1829
(Taf.1, Fig. 3-6)

1829 *Nerita Goldfussii* KEFERSTEIN: 529.

1844 *Nerita Goldfussii* KEFERSTEIN - MÜNSTER in GOLDFUSS: 115, Taf. 198, Fig. 20 a,b.

1852 *Nerita Goldfussii* KEFERSTEIN - ZEKELI: 49, Taf. 8, Fig. 10.

1970 *Neritopsis (Neritoptyx) goldfussi* (KEFERSTEIN) - SCHENK: 26, Taf. 1, Fig. 9.

M a t e r i a l : Die abgebildeten Exemplare, 1996 III 22-23, sowie 12 weitere aus der Sammlung der Autoren.

B e s c h r e i b u n g : Das bis 6.5 mm hohe und 8 mm breite, dickschalige Gehäuse ist von mehr oder weniger halbkugeliger Gestalt. Der stark aufgeblähte Schlußumgang umfaßt etwa $^{7}/_{12}$ der Gesamthöhe. Der Teleoconch ist von dichten Spiralbandern ornamentiert, die mit der Anwachsstreifung ein Netzmuster bilden. Im Schnittpunkt bilden sich Knoten heraus, die rechteckige bis rautenförmige Umrisse haben und auf der letzten Windung auch kugelig ausgebildet sein können. In der Regel werden die Knoten zur Basis hin dicker. Die einzelnen Reihen können auf den letzten Windungen etwas größeren Abstand zueinander einnehmen, so daß auf dem Schlußumgang mehr oder weniger isolierte Reihen vorliegen. Diesen können feine, stabförmig geriefte Reihen zwischengeschaltet sein. Die Innenwände des Gehäuses sind resorbiert, die äußeren zeigen massive kreuzlamellare Struktur und eine dünne äußere Kalzit

schicht. Die Mündung ist halbkreisförmig, ihr Außenrand infolge der Perlung gefaltet. Die Innenlippe trägt drei sich abapikal abschwächende Zähne.

P r o t o c o n c h : Der Protoconch erreicht einen maximalen Durchmesser von etwa 460 µm. Er besteht aus einer 75 µm messenden Initialkalotte und ca. zwei Larvalwindungen. Die Windungen umfassen die vorausgehenden stark. Die Innenwände des Protoconches sind resorbiert.

B e m e r k u n g e n : Die Art wurde aufgrund der gekörnelten Skulptur häufig der Gattung *Neritopsis* GRATELOUP 1832 zugeordnet (z. B. SCHENK 1970). Da jedoch die Innenwände der Windungen resorbiert sind, gehört die Art vielmehr in die Verwandtschaft der Neritidae. Bei *Neritopsis* werden weder die Innenwände des Protoconches noch jene des Teleoconches aufgelöst. SCHENK (1970) führte aus, daß sich die Brandenberger Stücke durch geringere Größe von Vergleichsmaterial aus Niederösterreich und der Steiermark unterscheiden, was der Autor auf eine Anpassung der Brandenberger Formen an verminderten Salzgehalt bzw. Aussüßung zurückführt. Die Art tritt in Brandenberg jedoch nicht in einer „brackisch-fluviatilen" Schlammfazies (SCHENK 1970) auf, sondern bewohnte primär vollmarine Biotope (Biofaziesbereich A, z. B. im Profil Nachbergalm). Im Profil Zottbachalm tritt die Art auch mit Faunenelementen der Biofaziesbereiche B und C zusammen auf, was jedoch auf Bioturbation zurückgeführt werden kann. SCHENK betonte, daß die Formen von der Pletzachalm (Rofan) den Stücken aus Niederösterreich und der Steiermark in Gehäusegröße und Ornament gleichen. SCHENK zu Folge weisen Exemplare von der Pletzachalm z. T. glatte Spiralreifen auf, die auch weitgehend reduziert sein können. Diese Beschreibung spricht eher dafür, daß bei besagten Formen eine eigene Art vorliegt. Bei den Brandenberger Stücken ist keine auf Milieu oder Salinität zurückführbare Größen- oder Skulpturveränderung zu beobachten.

Aus dem Campan Mississippis ist die Art *Nerita reticulirata* DOCKERY 1993 bekannt, deren etwa 4 mm große Schalen einen glatten Protoconch und einen kräftig spiralgestreiften Teleoconch besitzen. Die Form hat nur einen einzigen Zahn im oberen Teil der Innenlippe der Mündung. Wie DOCKERY (1991 Pl.2, Fig.12) zeigte, besteht die auf den Protoconch folgende Windung anfangs aus fast unornamentierter Schale und erst später setzt die Spiralskulptur ein. Der Protoconch ähnelt jenem der *Nerita* aus der Gosau, wie auch jenem einer modernen *Smaragdia*, wie sie BANDEL (1982, 1992) vorstellte. Der Protoconch mißt etwa 0,15 mm im Durchmesser und ist kugelig und glatt. Bei einem weiteren Individuum dieser Art vom Coffee Sand in Mississippi zeigte sich ein weiteres Zähnchen in der Innenlippenkante. Damit ist die amerikanische Art der *Nerita goldfussii* nicht unähnlich, unterscheidet sich von ihr aber besonders hinsichtlich ihrer geringen Jugendskulptur.

3.2 Unterklasse Caenogastropoda COX 1960

Überfamilie Cerithioidea FLEMING 1822

Gattung *Pyrgulifera* MEEK 1877
(Taf. 2, Fig. 1-3, 5, 6)

T y p u s : *Melania humerosa* MEEK 1860 aus der Cenomanen Bear River Formation (Wyoming, USA).

B e s c h r e i b u n g d e r G a t t u n g : Das 1-4 cm hohe Gehäuse ist gedrungen kreiselförmig (apikal turmförmig, darunter mehr oder weniger gewölbt). Der dickschalige Teleoconch zählt wenige dextrale, angulierte Umgänge. Das Ornament beginnt mit zwei Spiralkielen, mehr

oder weniger deutlicher axialer Berippung, Dornen und Spiralstreifung. Die Naht ist linienförmig, etwas gewellt. Der Umriß der Apertur ist schief eiförmig. Sie ist basal mehr oder weniger deutlich eingekerbt und parietal kallos begrenzt. Der Umbilicus ist geschlossen oder schwach geritzt. Der Protoconch (der Typusart unbekannt) ist in der Regel bei moderneren Arten glatt bis schwach gekörnelt und umfaßt etwa 1,5 Windungen.

Material: Aus Brandenberg wurden die abgebildeten Exemplare, 1996 III 24-26, sowie zahlreiche weitere bearbeitet.

Beschreibung der Brandenberger Formen: Die Schalengestalt der conchologisch sehr variablen Brandenberger Individuen ist meist gedrungen kreiselförmig mit je nach Erscheinen der Dornen mehr oder weniger deutlich gestuften Windungen. Juvenile Formen ohne Dornen sind z.T. ungetreppt, von eikegelförmiger Gestalt. Meist sind 5 (-7) Windungen erhalten bei einer Höhe von 1,5 cm und einer Breite bis zu 1 cm. Der Apikalwinkel beträgt 60-80°, ist bei juvenilen Exemplaren jedoch meist geringer (40-50°). Der Nahtwinkel beträgt etwa 5°. Der Teleoconch setzt mit zwei Spiralkielen ein, deren Anzahl im Verlauf der Ontogenese auf bis zu 12 (am häufigsten 4) Spiralreifen anwachsen kann. Meist besteht die Spiralskulptur aus schmalen Leistchen. Manchmal treten auch 2-3 spiralige Perlenreihen auf. Im Verlauf der dritten Windung bilden sich oft 8-9 (max. 16) Axialrippen, die häufig opisthocyrt gebogen sind. Bei manchen Exemplaren vom Nachberggraben treten die Rippen schmal sichelförmig hervor oder sind spitzwellig ausgebildet. Die Kreuzungspunkte der Spiralskulptur treten oft knotig hervor. Auf der vorletzten Windung sind die Axialrippen meist zu mehr oder weniger deutlichen, häufig adapikal ausgerichteten Dornen verlängert. Bei einem Exemplar tritt ein horizontaler Mündungsdorn auf. Die Mündung adulter Schalen hat mehr oder weniger schiefovale Form, die juveniler Schalen ist tropfenförmig. An der Basis findet sich ein kurzer, schiefer Ausguß, der vielfach durch einen Callus, bei einigen Exemplaren auch durch einen lappigen Umschlag auf der Spindel begrenzt ist.

Protoconch: Der etwa 1,5 Windungen umfassende konisch-orthostrophe Protoconch weist eine schwach gerunzelte Oberfläche auf und ist durch einen Absatz und zwei folgende Spiralkiele von der Adultschale abgesetzt. Die Initialkalotte ist meist 50-80 µm breit, der Durchmesser der ersten Windung beträgt 120-190 µm. Die Höhe des Protoconchs liegt bei etwa 210-250 µm.

Zur conchologischen Variabilität: Das Brandenberger Material ist so variabel, daß aufgrund der conchologischen Polymorphie von einer Speziesdifferenzierung abgesehen werden muß. SCHENK (1970) unterzog die *Pyrgulifera*-Formen im Brandenberger Raum einer statistischen Analyse und wies auf die extreme conchologische Variabilität hin. Er stellte fest, daß bei seinem Material sämtliche Übergänge in der Schalengestalt vorgelegen hatten. Dennoch übernahm er die von YEN (1958) vorgeschlagene Differenzierung in *P. pichleri pichleri* (HÖRNES 1856), *P. pichleri nassaeformis* (SANDBERGER 1875) und *P. spinosa* (SANDBERGER 1875). Die von YEN zur Unterscheidung der Arten angeführten Merkmale Ausprägung der Spirallinien, Rippenabstand und Grad der Angulation der Windungen (1958: 206) rechtfertigen aufgrund von intermediären Formen keine Trennung. Die Brandenberger Formen sollten im Sinne von SANDBERGER (1875) als Variationen innerhalb eines Taxons gesehen werden.

In Ajka (Bakony-Gebirge/Ungarn) konnten BANDEL & RIEDEL (1994) ebenfalls keine getrennten Spezies definieren. Bereits OPPENHEIM (1892) betonte: „...wollte man consequent sein, müsste man hier fast jedes Individuum mit einem Namen belegen." Dennoch stellte der Autor ebenso wie YEN (1958) eine Reihe von Arten auf. Es existieren jedoch intermediäre Formen zwischen allen sogenannten „Arten". Die Vermessungen der Protoconche des Ajka-Materials durch BANDEL & RIEDEL (1994) ergab jedoch drei zu unterscheidende Protoconch-Typen: Der Durchmesser der ersten Windung beträgt gewöhnlich 250-300 µm, die Initialkalotte ist 100-140 µm breit. Es wurden auch Stücke untersucht, deren Anfangskappe

nur 90 µm mißt, deren erste Windung lediglich einen Durchmesser von 230 µm erreicht. Der dritte Protoconch-Typ ist durch eine erste Windung mit einem Durchmesser von etwa 430 µm gekennzeichnet. Die Autoren betonten, daß das Auftreten mehrerer Protoconch-Typen eher für das Vorhandensein mehrerer Arten spricht, konnten aber aus der Vielzahl der Teleoconchformen keine den Protoconch-Typen zuordnen.

Die Brandenberger Formen sind ebenfalls durch unterschiedliche Protoconch-Typen gekennzeichnet. Es war hier jedoch wie in Ajka nicht möglich, die juvenilen den adulten Formen zuzuordnen, da adulte Teleoconche in der Regel keinen erhaltenen Apex aufweisen. Auch treten unterschiedliche Protoconch-Typen innerhalb eines Stratums auf, die eine sichere Zuordnung und damit eine Differenzierung von Arten nicht möglich machen. Auffällig ist die geringere Durchschnittsgröße der Protoconche der Brandenberger Stücke im Vergleich zu dem Ajka-Material und zu dem von HARBECK (1989) untersuchten Material aus Isona (Südpyrenäen, Spanien).

Sowohl die unterschiedlichen Protoconchmaße als auch das Auftreten mehrerer Protoconch-Typen an den untersuchten Fundorten lassen vermuten, daß innerhalb der spätkretazischen Gattung *Pyrgulifera* diverse Arten vertreten sind. Es ist jedoch aufgrund der ausgeprägten Schalen-Polymorphie und der fehlenden Apexerhaltung bei adulten Stücken nicht möglich, Arten voneinander abzutrennen. Es wäre lediglich möglich, im zeitlichen Rahmen allochrone Formen im Sinne von Chronospezies abzugrenzen, wie GLAUBRECHT (1994) vorschlug. Im Cenoman treten *P. humerosa* aus der Bear River-Formation (Wyoming/USA) und *P. munieri* (Gardonische Formation/S-Frankreich) synchron auf. Die verwandtschaftlichen Beziehungen dieser Formen sind aufgrund der räumlichen Distanz unklar. Nach einer Überlieferungslücke im Turon/frühen Coniac bilden die Brandenberger Formen die nächstjüngeren auf das späte Coniac/frühe Santon datierten Funde. Es schließen sich chronologisch die in das späte Santon einzustufenden Ajka-Formen an.

Der mit *P. lyra* und *P. matheroni* aus dem Rhonebasin beschriebene Formenkreis datiert auf das Untercampan (FABRE-TAXY 1951). Es schließen sich zeitlich die Pyrguliferen des Isona-Beckens (Maastricht) an. Aus einer subjektiven Abgrenzung von Chronospezies lassen sich keine phylogenetischen Beziehungen innerhalb des Taxons ableiten.

Material: Aus dem Becken von Tremp wurden 52 Exemplare untersucht, die sich in der Sammlung der Autoren befinden.

Pyrgulifera aus der Tremp Formation: Die Schalen aus dem Isona Member der Tremp Formation werden bis 2,5 cm hoch und 2 cm breit mit einem apikalen Winkel von etwa 45° und 6 Windungen. Die Anzahl der Embryonalwindungen beträgt 1,5 und sie messen 0,1 mm in der Breite der Initialkalotte, 0,25 mm im Durchmesser der ersten Windung und 0,3 mm in der Höhe der Embryonalschale. Auf der dritten Windung setzen als Skulpturelement meist Dornen ein und die Windungsgestalt ist gestuft. Auf den glatten Protoconch mit deutlichem Absatz zum Teleoconch folgt ein Muster von anfangs zwei Spiralstreifen, die sich später auf 20 vermehren können. Die Anzahl und Ausbildung der Dornen der Skulptur ist variabel und es treten zwischen 8 und 12 pro Umgang auf.

VIDAL (1874) beschrieb aus dem Garumnium vier Arten der Gattung *Pyrgulifera*, nämlich *Melania saginata*, *Melania ilerdensis*, *M. petrea* und *Melania heptagona*. Es ist durchaus möglich, daß all diese Arten Varianten der einen Art darstellen, wie HARBECK (1989, Taf. 1, Fig. 3,4, Taf. 10, Fig. 1a,b, 2) vermutete. HARBECK (1989) fand *Pyrgulifera* in Mergeln zusammen mit Characeenresten und im Wurzelhorizont und interpretierte den Ablagerungsraum als im Gezeitenbereich nahe reinen Süßwassers im Ästuar gelegen. Die Begleitfauna besteht aus *Melanopsis* und *Echinobathra* (Biofaziesbereich E).

Ökologie: BARTHA (1962) interpretierte glattschalige und schwach costulierte *Pyrgulifera*-Formen als Vertreter des Süßwassers und war der Ansicht, daß bei Salinitätszunahme ein Wech-

sel zu dickschaligeren Formen mit stärkerer Berippung einsetzte. Dagegen ging SCHENK (1970) von der Annahme aus, daß mit zunehmendem Salzgehalt und der Verschiebung vom limnisch-fluviatilen in das brackische Milieu eine Reduktion der Dornenstärke einherging. Der Autor sprach von einer umgekehrten Milieuanpassung im Vergleich zu den Formen der Ajka-Formation.

Unsere Untersuchungen des Brandenberger Materials bestätigen keinen Zusammenhang der Salinität mit Größe oder Skulptur der Teleoconche. So finden sich in verschiedenen Proben autochthonen Materials sowohl bedornte als auch unbedornte Formen. HERM (1977) beschrieb die Brandenberger Formen in Vergesellschaftung mit typischen Brackwasservertretern der Cerithioidea und nannte als Habitat ein ruhiges Milieu, rezenten Küsten-Lagunen vergleichbar. Nach BANDEL & RIEDEL (1994) ergab eine Analyse des Strontiumgehalts von 35 verschiedenen Teleoconchen des Ajka-Materials Werte von 559 ppm (limnisch) bis 1471 ppm (brakkisch/marin). Es bestand kein Zusammenhang zwischen dem Strontiumgehalt und Größe oder Skulptur der Teleoconche, so daß wahrscheinlich jedes Individuum sowohl an Süß- als auch an Brackwasser angepaßt war. Die Autoren fanden einige Exemplare, die Bohrspuren von Clioniden aufwiesen. Diese Bohrschwamme sind marine Tiere, die auch im Brackwasser, nicht aber im Süßwasser auftreten. Einen weiteren Hinweis auf einen brackischen Lebensraum sahen BANDEL & RIEDEL (1994) in der großen Individuendichte einer Art, die häufig in Brackwasserbiotopen festgestellt wird, jedoch untypisch für Süßwasserfaunen ist. So wurde *Pyrgulifera* als eine Brackwasser-Form interpretiert, die Süßwasser tolerierte. Das stimmt mit der Interpretation HARBECKS (1989) überein, der die Isona-Formen in durchwurzelten Mergeln in einem Ablagerungsraum fand, den er der „Küstensumpf-Mangrovezone“ zuordnete. In dieser sei mit wechselnder Salinität und zeitweiligem Trockenfallen zu rechnen. Die oberkretazische Gattung *Pyrgulifera* lebte in ihrem tropischen Verbreitungsgebiet in einem brackischen Milieu küstennaher Lagunen und Sümpfe.

Zur systematischen Stellung der Gattung *Pyrgulifera*: Die Gattung *Pyrgulifera* wurde in der Vergangenheit von verschiedenen Autoren den Thiaridae innerhalb der Cerithioidea zugeordnet (WENZ 1938, BARTHA 1962, SCHENK 1970, HARBECK 1989). Diese Einstufung des Taxons beruhte wohl auf der Annahme, die rezenten Gattungen *Paramelania* SMITH 1881 und *Lavigeria* BOURGUINAT 1888 aus dem Tanganyika-See könnten lebende Abkömmlinge von *Pyrgulifera* sein (z.B. OPPENHEIM 1892, HARBECK 1989, RIEDEL 1993). YEN (1958) und GLAUBRECHT (1994) meinten jedoch, daß lediglich eine oberflächliche conchologische Ähnlichkeit bestünde. Beim Vergleich der Teleoconche zeigte sich, daß insbesondere bei Betrachtung der Apertur deutliche Unterschiede zu erkennen seien. So fehlte *Pyrgulifera* das extrem ausgezogene Peristom von *Paramelania* des Tanganyika-Sees. Diese zeigte außerdem eine holostome und im Bereich der Außenlippe kallös verdickte Apertur, wogegen *Pyrgulifera* einen leichten basalen Ausguß und einen Kallus im Parietalbereich der Mündung aufwies. Die von YEN und GLAUBRECHT erwähnten Unterschiede sind allerdings nicht sehr deutlich. So ist das Peristom bei *Paramelania* nicht immer extrem ausgezogen. Dies ist nur im Zusammenhang mit einem ausgeprägten Mündungsdorn (bei *Paramelania iridescens*) der Fall, wie er auch bei *Pyrgulifera* häufig auftrat. Die Mündung ist bei *Pyrgulifera* auch nicht immer deutlich eingekerbt und im Parietalbereich kallös verdickt (z. B. Abb. in BANDEL & RIEDEL 1994: 51, Taf. 9). Die Gattung *Lavigeria* weist keine kallöse Verdickung im Bereich der Außenlippe auf.

BANDEL & RIEDEL (1994) verglichen die Protoconchmorphologie der *Pygulifera*-Formen aus Ajka mit der von *Lavigeria* aus dem Tanganyika-See. Die Formen konnten klar getrennt werden: Die Frühontogenese der Lavigeriinae verläuft in einem Brutbeutel, der Übergang vom Protoconch zum Teleoconch ist nicht durch einen Absatz gekennzeichnet. Dagegen ist die Schale des frühen Embryos oft sehr deutlich von jener des späten abgesetzt. Der Absatz zwischen Protoconch und Teleoconch liegt jedoch bei *Pyrgulifera* vor, so daß von einer

lecithotrophen Ontogenese, vielleicht in Gestalt eines lecithotrophen Veligers ausgegangen wird (:17). Dieser schlupfte eventuell noch als schwimmfähige Veliconcha, die jedoch kein Plankton mehr fraß.

Bandel (1991a, Pl. 3, Figs. 3-6) zu Folge stellt *Pyrgulifera purbeckiensis* Bandel 1991 die bisher älteste Art der Gattung *Pyrgulifera* dar. Diese Brackwasserform des Wealden aus dem Französischen Jura wie von Portland in England besitzt zwei glatte Anfangswindungen von 0,3 mm Breite in der ersten Windung. Auf der dritten Windung erscheint eine Spiralrippe, auf der vierten sind drei vorhanden. Glaubrecht (1994) hält *Pyrgulifera purbeckiensis* für nicht eindeutig zuordenbar und meint daß *Pyrgulifera* nur aus der jüngeren Kreide überliefert sei, dann aber mit Ende der Kreide ausstürbe. Glaubrecht (1994) meint, daß *Pyrgulifera* eine Brackwasserschnecke sei und wegen des Absatzes zwischen Protoconch und Teleoconch, der von Bandel & Riedel (1994) belegt ist, den Potamididae zuzuordnen sei. Dieses Argument ist nicht sehr aussagekräftig, da wir innerhalb der heute lebenden Vertreter der Potamididae keine *Pyrgulifera* ähnlichen Schnecken antreffen, und außerdem der Protoconch bei jeglicher Cerithioidee mit nichtplanktotropher Entwicklung in gleicher Weise ausgebildet sein könnte. Zudem besitzt *Pyrgulifera* auch nach Ende der Kreide im mittleren Eozäns mit *Pyrgulifera gradata* (Rolle 1858) noch einen charakteristischen Vertreter, der in ähnlichem Milieu lebte, wie die oberkretazischen Vertreter dieser Gattung. Sowohl im Doroger Becken nahe der Donau (Kecskeméti-Körmendy 1972) als auch bei Dudar im Bakony Gebirge (Strausz 1966) wurde diese Art aus dem Tertiär beschrieben, im ersteren Fall sogar zusammen mit *Viviparus* im Süßwassermilieu. Es ist daher keineswegs ausgeschlossen, daß eine Beziehung zu den modernen Schnecken des Tanganyikasees besteht, etwa zu den Gattungen *Lavigeria* oder *Paramelania*.

Gattung *Krumbachiella* n.g.
(Taf. 2, Fig. 4, 7)

Typus: *Eulima conica* Zekeli 1852.

Derivatio nominis: Nach der Typuslokalität Krumbachalm (Brandenberg, Tirol/ Österreich).

Diagnose: Das Gehäuse ist zugespitzt kegelförmig mit geraden bis schwach konvexen Umgängen. Die jüngeren Windungen werden von den älteren teleskopartig umgriffen. Die Gehäusehöhe erreicht bis zu 3 cm, die Breite bis zu 1,25 cm. Das porzellanartig glänzende Gehäuse ist glatt, auf den letzten Windungen schwach spiral gekörnelt.

Art *Krumbachiella conica* (Zekeli 1852)
(Taf. 2, Fig. 4, 7)

1852 *Eulima conica* Zekeli: 31, Taf. 3, Fig. 7 a,b.

1852 *Eulima tabulatum* Zekeli: 32, Taf. 3, Fig. 9 a.

1865 *Keilostoma conicum* (Zekeli) - Stoliczka: 22, 115.

1865 *Keilostoma tabulatum* (Zekeli) - Stoliczka: 22, 113.

1970 *Keilostoma conica* (Zekeli) - Schenk: 43, Taf. 1, Fig. 17.

Material: Neben dem abgebildeten Exemplar, 1996 III 27, wurden neun weitere untersucht.

Beschreibung der Art: Das zugespitzt kegelförmige Gehäuse zählt mehr als zehn gerade bis schwach konvexe Umgänge. Die Gehäusehöhe erreicht 2-3 cm; die Breite beträgt 1-1,25 cm. Der Apikalwinkel umfaßt 33-39°. Ab der dritten Windung beginnen die älteren, die jüngeren

Umgänge teleskopartig zu umgreifen. Die Windungen sind, von der opisthoklinen Anwachsstreifung abgesehen, meist glatt. Auf den letzten Windungen tritt eine schwache spirale Kornelung auf. Das Gehäuse zeigt einen porzellanartigen Glanz. SCHENK (1970) beschrieb bei vollständig erhaltenen Stücken eine infolge einer Varix abgesetzte, gerundet rautenförmige Mündung.

Protoconch: Die Initialkalotte dieser Art ist 60-70 µm breit, der Durchmesser der ersten Windung beträgt 160 µm. Die Abmessungen machen eine direkte Entwicklung wahrscheinlich, die sich jedoch aufgrund der schlechten Erhaltung der juvenilen Exemplare nicht gesichert belegen läßt.

Bemerkungen: Die Zuordnung dieser Art zu den Rissoidae (z.B. durch SCHENK 1970) ist aufgrund der erheblichen Größe (über 2 cm Höhe) zu bezweifeln. Vielmehr wird von einer Verwandtschaft innerhalb der Cerithioidea ausgegangen.

Die Art muß aus der Gattung *Keilostoma* DESHAYES 1848 mit dem Typus *Bulimus turricula* BRUGIERE aus dem mittleren Eozän des Pariser Beckens ausgegliedert werden, da der Typus dieser Gattung durch kräftige Spiralrippen gekennzeichnet ist. Auch fehlt *Keilostoma* die teleskopartige Anordnung der Windungen.

SCHENK (1970) beschrieb Formen, bei denen zu der feinen spiralen Körnelung feine Fältchen im Sinne der opisthoklinen Anwachsstreifung hinzutreten. Die Art lebte im Biotop der äußeren Lagune mit primär marinem Habitat, allerdings bei variabler Salinität (Biofaziesbereich B). Sie wanderte auch in ruhigere, küstennähere Bereiche ein (Biofaziesbereich C).

Gattung *Echinobathra* COSSMANN 1906
(Taf. 3, Fig. 1-5)

Typus: *Cerithium simonyi* ZEKELI 1852 aus der nordalpinen Gosau-Formation.

Beschreibung der Gattung: Das spitz pyramidenförmige Gehäuse ist mittelgroß bis groß und durch einen weit aufgeblähten Schlußumgang gekennzeichnet. Die Skulptur besteht aus axialen und spiralen Rippen, in deren Kreuzungspunkt sich Knoten oder Dornen bilden können. Die Mündung besitzt einen rundlichen bis angedeutet schief-ovalen Querschnitt. Die Frühontogenese verlief direkt oder indirekt.

Bemerkungen: Von einer Zuordnung zur rezenten Gattung *Pyrazus* MONTFORT 1910 innerhalb der Batillariidae ist aufgrund der abweichenden Mündungsform (Abb. in WENZ 1938: 744, Abb. 2155) abzusehen. Protoconche der im Küstenbereich Ost- und Nordaustraliens lebenden Gattung *Pyrazus* sind jedoch noch unbekannt. Der Protoconch von *E. debile* zeigt eine an Procerithiidae erinnernde Skulptur. Bemerkenswert ist die große Ähnlichkeit zu den beschriebenen larvalen Windungen der Cassiopidae und den Gattungen *Pirenella* und *Terebraliopsis*, sowie auch der rezenten Potamidide *Terebralia*.

Art *Echinobathra debile* (ZEKELI 1852)
(Taf. 3, Fig. 1-2)

1852 *Cerithium debile* ZEKELI: 112, Taf. 23, Fig. 2.
1885 *Cerithium debile* ZEKELI - v. KLIPPSTEIN: 115.
1906 *Pyrazus (Echinobathra) debile* (ZEKELI) - COSSMANN: 132.
1906 *Pyrazus (Echinobathra) sexangulare* (ZEKELI) - COSSMANN: 132.
1970 *Pyrazus (Echinobathra) debile* (ZEKELI) - SCHENK: 116, Taf. 3, Fig. 2 a,b.
1970 *Pyrazus (Echinobathra) spinosus spinosus* (ZEKELI) - SCHENK: 117, Taf. 3, Fig. 3.
1970 *Pyrazus (Echinobathra) spinosus carinatus* (ZEKELI) - SCHENK: 119, Taf. 3, Fig. 4.
1970 *Acirsa (Hemiacirsa) brandenbergensis* SCHENK: 125, Taf. 3, Fig. 9 a,b.

Material: Die abgebildeten Exemplare, 1996 III 28-29, sowie zahlreiche weitere.

Beschreibung der Art: Das spitz pyramidenförmige Gehäuse erreicht eine Höhe von 4 cm und ist bis zu 2 cm breit mit weit aufgeblähtem Schlußumgang und etwa zehn erhaltenen Windungen. Der Teleoconch beginnt mit der dritten Windung erkenntlich an zwei schwach gewellten, spiralen Kielen, wobei der basale in Nahtnahe deutlich ausgeprägt ist und der obere nur schwach hervortritt. Auf der vierten Windung verstärkt sich der adapikale Kiel und es treten bis zu drei weitere Kiele hinzu. Auf den letzten Windungen konnen den Hauptspiralreifen bis zu vier feine Fäden zwischengeschaltet sein. Die Windungen weisen bis zu neun mehr oder weniger stark hervortretende Axialrippen auf. Im weiteren Verlauf der Ontogenese verringert sich die Zahl der Axialrippen auf vier bis funf, kann auf den letzten drei Umgängen wieder auf bis zu sechs ansteigen. Die halbkreisformig gebogenen Axialrippen sind z. T. gegenüber denen der folgenden Windungen versetzt. Im Schnittpunkt zwischen Axialrippen und spiraler Ornamentation sind schmale Leisten oder Tuberkel ausgebildet. Auf den letzten zwei bis drei Umgangen, bei einigen Exemplaren auch nur auf der Endwindung, sind die zwei oberen Spiralleistchen im Kreuzungspunkt mit den Axialrippen zu Dornen verstärkt, wobei die oberen größer sind. Die Mundung besitzt einen rundlichen bis angedeutet schief-ovalen Querschnitt.

Protoconch: Der 3,25 Windungen umfassende Protoconch erreicht eine Höhe von 380-390 µm. Die Breite der Initialkalotte betragt 40-50 µm, der Durchmesser der ersten Windung um 100 µm. Die erste Windung ist von einer schwachen Runzelung abgesehen nicht skulptiert. Auf dem zweiten Umgang setzen zwei deutlich hervortretende Spiralkiele ein. Oberhalb und unterhalb dieser finden sich in der Nahe der Sutur noch zwei schwache Spiralstreifen. In Nahtnahe, sowie den Spiralkielen zwischengeschaltet sind Reste spiraler Körnelung erhalten. Ein deutlicher Larvalhaken markiert den Übergang Protoconch/Teleoconch.

Bemerkungen: Die Art unterscheidet sich vom Typus darin, daß bei *E. simonyi* die Axialrippen bereits fruhontogenetisch zu adapikalen Dornen verlangert sind. Auch treten beim Typus auf den letzten drei Windungen basal knotenformige Dornen hinzu, die von den adapikalen deutlich abgesetzt sind.

Die von SCHENK (1970) beschriebene Art „*Pyrazus*" *(E.) spinosus* ist mit der variablen Art *E. debile* identisch. Bei den von SCHENK untersuchten Stücken handelt es sich um voll ausgewachsene große Individuen mit dem charakteristisch aufgeblahten Schlußumgang, der eine Hohe von mehr als 1 cm erreicht. Die Beschreibung der Spira bei *P. spinosus* stimmt völlig mit den von SCHENK *E. debile* zugeordneten Formen uberein. Die großen Individuen kommen samtlich in denselben Strata vor, in welchen *E. debile* haufig ist. Die als *Acirsa (Hemiacirsa) brandenbergensis* beschriebenen Formen sind ebenfalls zu *E. debile* zu stellen. Hier handelt es sich um Jugendformen unter 2 cm Hohe und 0,5 cm Breite (Taf. 3, Fig. 1). Die Beschreibung dieser jugendlichen Individuen stimmt vollig mit der der apikalen Windungen von *E. debile* übereín.

Der einem planktotrophen Veligerstadium entsprechende Protoconch spiegelt eine marine Larvalentwicklung wider, in deren Anschluß die Besiedlung des brackisch lagunaren Adultbiotops erfolgte.

Art *Echinobathra stillans* (VIDAL 1874)
(Taf. 3, Fig. 3-5)

1874 *Melania stillans* VIDAL: 26, Fig. 10, 11, 26 a,b.

1906 *Pyrazus stillans* (VIDAL) - COSSMANN: 130.

1949 *Pyrgulifera stillans* (VIDAL) - BATALLER: 85, Fig. 565.

Material: Das abgebildete Exemplar, 1996 III 30, sowie 45 weitere.

Beschreibung: Die bis 8 cm hohe Schale umfaßt etwa 17 Windungen und hat einen Apikalwinkel von etwa 30°. Die turmförmige Schale wird von etwa 20 Spiralrippen eingenommen, die von 8-9 axialen kräftigen Querrippen gekreuzt werden. Anfangs sind 16 davon auf jeder Windung gelegen und sie vereinen sich in aufeinanderfolgenden Windungen zu Langsleisten, die sich über die Windungen hinweg fortsetzen. Später verlaufen sie allerdings etwas versetzt zueinander. Der Protoconch besteht aus einer 0,09 bis 0,1 mm breiten Initialkappe, die erste Windung mißt etwa 0,2 mm im Durchmesser.

Bemerkungen: Die Art wurde aus dem Becken von Tremp als ?*Melanatria stillans* von Harbeck (1989, Taf.1, Fig.6,7, Taf. 10, Fig.3 - 7) und als *Potamides sp.2* von Zielinski (1989, Taf. 6, Fig.4,5) beschrieben. Im Isona-Member der Tremp Formation lebte die Art zusammen mit *Pyrgulifera* und *Melanopsis* im Gezeitenbereich auf Weichboden. Da die ersten 1,25 Windungen glatt sind, schlüpfte das Jungtier wohl damit aus dem Ei, wahrscheinlich auf Grund seiner Größe kriechend. Harbeck (1989) belegte, daß die große Schnecke in der Gezeitenmarsch eines Ästuars lebte, wo zumindest vorübergehend auch Süßwasserbedingungen herrschten. Nach Bataller (1949) ist die Art auch in Auzás (Südfrankreich) verbreitet. In Habitat und Lebensweise entspricht *Echinobathra* modernen Mangroveschnecken wie *Terebralia* aus dem Indopazifik oder *Tympanotonos* aus dem westlichen tropischen Atlantik. Mit letzterer hat sie auch von der Gestalt her viel gemeinsam.

Gattung *Hadraxon* Oppenheim 1892
(Taf. 3, Fig. 6-7)

Typus: *Hemisinus csingervallensis* Tausch 1886 aus dem Santon von Ajka/Ungarn (Bandel & Riedel 1994).

Material: Das abgebildete Exemplar, 1996 III 31, sowie drei weitere.

Gattungsbeschreibung: Das turriculate, dünnschalige Gehäuse erreicht eine Höhe von etwa 15 mm bei etwa 20 Umgängen. Das Ornament besteht aus einem suturalen Kiel, Spiralstreifen und stärker betonten Axialrippen. Ein Umbilicus fehlt. Der Protoconch der Typusart umfaßt zwei Windungen bei einem Durchmesser von etwa 0,3 mm. Er weist eine gerunzelte Oberfläche auf. Der Übergang von der zweiten zur dritten Windung ist durch das Einsetzen deutlicher Anwachsstreifung und eines Spiralkiels auf dem apikalen Teil des Umgangs gekennzeichnet. Der apikale Kiel verschwindet auf der vierten oder fünften Windung. In der Nähe der Basalsutur der vierten Windung entsteht ein weiterer Kiel, der mehr oder weniger deutlich auf allen folgenden Windungen hervortritt. Axialrippen erscheinen erstmals von der Mitte der dritten Windung an. Die folgenden zwei bis vier Windungen zeigen 14-18 deutliche gebogene Axialrippen, welche die Spiralstreifung dominieren. Die Zahl der Axialrippen in späteren Ontogenesestadien variiert stark. So kann sie auf den restlichen Windungen zu ca. 10 abnehmen, bei anderen Exemplaren für ein bis zwei Umgänge auf etwa 15 ansteigen und später wiederum abnehmen. Der Schlußumgang zeigt, daß die Spiralkiele eine nicht berippte Basis mit ein bis zwei Kielen von einer berippten suturalen Rampe trennen. Die Apertur ist verhaltnismaßig klein und nimmt bei ausgewachsenen Stücken nur $^1/_7$ bis $^1/_8$ der Gesamthöhe ein. Die Columellarlippe ist von einem regelmäßigen Callus bedeckt. Die Außenlippe ist gerundet während die Basis einen mehr oder weniger deutlichen Ausguß zeigt.

Bemerkungen: Harbeck (1989) beschrieb aus Tremp einige juvenile Stücke als *Potamides sp.* und ?*Melanatria stillans* (1989: Taf. 1, Fig. 5 - 7), die *H. csingervallensis* (Taf. 3, Fig. 6) sehr ähneln, sich jedoch durch geringere Protoconchgröße (Durchmesser etwa 0,2 mm) von der Typusart unterscheiden (Taf. 3, Fig. 7).

Familie Potamididae ADAMS & ADAMS 1854

Gattung *Pirenella* GRAY 1847
(Taf. 4, Fig. 1-3, 5-7)

Typus: *Cerithium conicum* BLAINVILLE 1825 aus dem östlichen Mittelmeer (Taf. 4, Fig. 3, 5). Ihre Schale wird etwa 2 cm hoch und besteht aus mehr als 10 etwas gerundeten Windungen in turmförmiger Gestalt. Das Ornament besteht aus einem der Sutur folgenden Spiralstreifen sowie axialen Rippen und spiraligen Reihen von Knoten, die teilweise in geschlossene Spiralreihen übergehen. Die Apertur weist eine gerundete Außenlippe auf, hat einen kurzen Ausguß und einen breiten Kallus auf der Innenlippe. Der Protoconch der sich direkt entwickelnden Typusart besteht aus anderthalb glatten Windungen. Er wird zum ersten Mal beschrieben (Taf. 4, Fig. 5). Das Individuum lebte im Birket el Qarun in Ägypten, dem Endsee des Nilkanals, der zur Fayum-Oase führt. Der Brackwassersee liegt weit vom Mittelmeer entfernt, wo die Art etwa bei Alexandria auch im lagunaren Bereich vorkommt. Fossile Arten der Gattung *Pirenella* werden in größerer Zahl aus der Ablagerungsgeschichte der Paratethys genannt.

Art *Pirenella münsteri* (KEFERSTEIN 1829)
(Taf. 4, Fig. 1, 2, 6, 7)

1852 *Cerithium Münsteri* KEFERSTEIN - ZEKELI: 105, Taf. 21, Fig. 1, 3.
1865 *Cerithium (Pirenella) Münsteri* KEFERSTEIN - STOLICZKA: 101.
1970 *Pirenella münsteri* (KEFERSTEIN) - SCHENK: 109, Taf. 2, Fig. 12 a,b.

Material: Neben den abgebildeten Exemplaren, 1996 III 32-33, wurden zahlreiche weitere untersucht.

Beschreibung: Das um 7 bis maximal 10 mm hohe und etwa 2 mm breite Gehäuse weist 6-7 Windungen auf. Da der Apex jedoch bei keinem der adulten Stücke erhalten ist, kann von einer Windungszahl von mindestens 10 ausgegangen werden. Das Gehäuse nimmt zunächst regelmäßig an Breite zu (Apikalwinkel 45°), dann nimmt der Apikalwinkel allerdings auf etwa 15° ab. Die Windungen sind von 5 deutlichen Spiralreifen ornamentiert, denen je 1-2 feine Fäden zwischengeschaltet sind. Diese treten bei einigen Stücken auch stärker hervor. Vereinzelt befinden sich zwischen den Hauptspiralreifen auch 4 feine Bänder. Die letzten 4-5 Windungen des Teleoconchs sind zudem von 9 Axialrippen bedeckt. Im Kreuzungspunkt von Axialrippen und Spiralreifen bilden sich auf den oberen 4 Reihen knotige Verdickungen aus, die im Verlauf der vorletzten Windung verlängert sind. Der Spiralreifen über der Naht bleibt unverziert. Bei zwei Individuen von der Nachbergalm erstrecken sich die Axialrippen nur über die oberen drei Reifen. Die schief ovale Mündung zeigt eine gerundete Außenlippe, einen deutlichen Callus auf der Innenseite und einen kurzen basalen Ausguß.

Protoconch: Der 3 Windungen umfassende Protoconch ist etwa 350 µm hoch. Der Durchmesser der ersten Windung beträgt 120-130 µm, die Initialkalotte ist 50 µm breit und zeigt eine runzelige Oberfläche. Die erste Windung ist leicht aufgebläht. Die Schale ist anfangs von Anwachsstreifung abgesehen unverziert. Nach etwa 1,5 Windungen setzt dann der durch zwei deutliche, gekörnelte Spiralkiele gekennzeichnete Larvalteil ein. Den Hauptspiralreifen sind feine, spirale Körnchenreihen zwischengeschaltet. Der Übergang zum Teleoconch ist durch einen deutlichen Larvalhaken gekennzeichnet.

Bemerkungen: STOLICZKA (1865) stellte *Cerithium complanatum* ZEKELI und *C. breve* ZEKELI zu der conchologisch variablen *P. münsteri*. SCHENK (1970) verglich die Brandenberger Formen mit Material von der Pletzachalm/Rofan und stellte fest, daß die Pletzacher Stücke z. T. auf den letzten vier Windungen Übergänge zu vollständiger Spiralreifung zeigen. Der Autor

erwähnte, daß die Brandenberger Formen vom Material anderer Gosaulokalitäten (Gosau/Abtenau, Wolfgangsee, Gams/Hieflau) durch geringere Durchschnittsgröße abweichen.

Die Art wurde der rezenten Gattung *Pirenella* innerhalb der Potamididae zugeordnet, da sie conchologisch was den Teleoconch anbelangt sehr ähnlich ist und zudem auch einem vergleichbaren Biotop zuzuordnen ist. Charakteristisch für die kretazische Art ist die für die Potamididae typische freie Larvalphase, die der modernen Art aus dem östlichen Mittelmeer fehlt. Die Larvalschalenskulptur von *P. munsteri* mit zwei deutlichen Spiralkielen zeigt auch die rezente Potamidide *Terebralia palustris* (LINNÉ 1767) aus Bagamoyo/Tansania (Taf. 4, Fig. 4, 8). Die frühere Zuordnung von *P. munsteri* zur Gattung *Cerithium* BRUGUIERE 1789 ist fraglich, da diese vornehmlich vollmarine Formen repräsentiert und kaum Toleranz gegenüber herabgesetzter Salinität zeigt. Auch Teleoconchmerkmale unterscheiden die Art deutlich vom Typus der Gattung *Cerithium* - *C. vulgatum* LINNÉ 1758 - aus dem Mittelmeer.

P. münsteri zeigt Ähnlichkeit mit *P. supracretacea* (TAUSCH 1886) aus der santonen Ajka-Formation (Bakony-Gebirge/Ungarn) (BANDEL & RIEDEL 1994: Taf. 8, Fig. 1-4). Diese ist jedoch durch einen geringeren Apikalwinkel und nur zwei Spiralreifen auf der Basis der letzten Windung gekennzeichnet. Der Protoconch umfaßt nur 1,5 Windungen und wurde als dem lecithotrophen Veligerstadium entsprechend interpretiert (BANDEL & RIEDEL 1994).

Art *Pirenella figulina* (VIDAL 1874)

1874 *Cerithium figulinum* VIDAL: 95, Fig. 578.
1874 *Cerithium Guzmani* VIDAL: 97, Fig. 581.
1874 *Cerithium isonae* VIDAL: 100, Fig. 586.

Material: Es wurden 12 Exemplare untersucht, die sich in der Sammlung der Autoren befinden.

Beschreibung: Die bis zu 20 mm hohe schlank turmförmige Schale hat anfangs 14, später acht Axialrippen auf jeder Windung, die von meist vier Knotenreihen gekreuzt werden. Der Protoconch scheint glatt zu sein.

Bemerkungen: Der Typus *C. figulinum* VIDAL 1874 gleicht den von ZIELINSKI (1989: Taf. 6, Fig. 1-3, Taf. 8, Fig. 7-9) abgebildeten Individuen. VIDAL (1874) nannte die Art *Cerithium isonae*, *Cerithium guzmani* und *Cerithium figulinum*. Seiner Ansicht nach hat *C. isonae* vier Spiralreihen, während *C. figulinum* und *C. guzmani* nur drei aufwiesen. Die letztgenannten Arten seien anhand der Form der Tuberkel zu unterscheiden, welche bei *C. figulinum* longitudinale, bei *C. guzmani* konische Gestalt hätten. Auch sei der Apikalwinkel bei *C. guzmani* größer als bei *C. figulinum*. Aus den Abbildungen BATALLERS (1949 : 95, Fig. 578; 97, Fig. 581; 100, Fig. 586) geht jedoch hervor, daß alle „Arten" vier Knotenreihen aufweisen. ZIELINSKI (1989) zufolge könnte es sich bei den geringfügigen Änderungen in Größe und Form der Tuberkel um Variationen innerhalb einer Art handeln.

Gattung *Terebraliopsis* COSSMANN 1906
(Taf. 5, Fig. 2)

Typus: *Cerithium articulatum* ZEKELI 1852 aus der nordalpinen Gosau - Formation

Beschreibung der Gattung: Das etwa 15 Umgänge umfassende mittelgroße Gehäuse ist durch eine sehr hoch und spitz ausgezogene Spira und aufgeblähte Endwindungen gekennzeichnet. Die Skulptur besteht aus mehr oder weniger unterbrochenen spiralen Reifen und orthoklinen Axialrippen, die einander auf den einzelnen Windungen entsprechen und entgegen dem Drehsinn gewundene Reihen bilden. Die Apertur ist ei- bis tropfenförmig mit basalem Ausguß.

Bemerkungen: Die Zuordnung zu der rezenten Gattung *Terebralia* SWAINSON 1840 durch frühere Bearbeiter ist fraglich, wie auch WENZ (1940) feststellte. Zum einen fehlt den Gosauformen die für die Gattung charakteristische stark aufgeblähte Schlußwindung mit der weit ausgezogenen Außenlippe. Die Verdrehung der Axialrippen entgegen dem Windungssinn im Verlauf der Ontogenese ist bei der rezenten Gattung unbekannt. Schon dieses Merkmal spricht für eine separate Gattungseinstufung. Eine systematische Stellung als eigene Gattung innerhalb der Potamididae ist aufgrund der Protoconchmorphologie und der freien Larvalphase bei rekonstruierter brackisch-lagunärer Lebensweise wahrscheinlich.

Art *Terebraliopsis articulata* (ZEKELI 1852)

1852 *Cerithium articulatum* ZEKELI : 113, Taf. 23, Fig. 4 a,b.

1865 *Cerithium articulatum* ZEKELI - STOLICZKA: 108, 119.

1906 *Terebralia (Terebraliopsis) articulata* (ZEKELI) - COSSMANN: 129.

1948 *Tympanotonus Vasseuri* REPELIN *mut. articulatum* ZEKELI - FABRE-TAXY: 84, 85.

1964 *Terebralia (Terebraliopsis) articulata* (ZEKELI) - KOLLMANN: 91.

1970 *Terebralia (Terebraliopsis) articulata* (ZEKELI) - SCHENK: 122, Taf. 3, Fig. 7, non Fig. 8.

Material: Das abgebildete Exemplar, 1996 III 38, sowie 24 weitere.

Beschreibung: Das Gehäuse ist auf den letzten vier Windungen aufgebläht, die Spira ist sehr hoch und spitz ausgezogen. Die maximale Höhe beträgt 6,55 cm, die Breite bis zu 2,1 cm (SCHENK 1970). Die Zahl der Umgänge erreicht etwa 15. Das Ornament des Teleoconchs beginnt auf der dritten Windung mit zehn anfangs schwachen orthoklinen Axialrippen. Schon auf den nächsten zwei Umgängen reduziert sich die Zahl der Axialrippen auf sechs bis sieben, um im weiteren Verlauf der Ontogenese wieder anzusteigen. Bei adulten Exemplaren beträgt ihre Zahl acht bis zehn, meist neun (SCHENK 1970). Die Axialrippen entsprechen einander auf den einzelnen Windungen und bilden entgegen dem Drehsinn gewundene Reihen, die durch vier bis sechs, zumeist fünf Spiralstreifen gekreuzt werden. Auf der Hälfte der letzten Windung schwächen sich die Axialrippen ab und es verbleiben sechs bis acht mehr oder weniger unterbrochene spirale Reifen, die zur Basis hin in schwache Knotenreihen übergehen können. SCHENK (1970) beschrieb die Mündung als tropfen- bis eiförmig und basal verschmälert, was auf einen Ausguß hinweist. Die etwas vorgezogene Innenlippe ist glatt und scharfrandig begrenzt und hebt sich vom Gehäuse als konkaver Spindelstrang ab. Unter der Lippe kragt eine Lamelle vor, die auch die Spindel begleitet und einen Nabelschlitz vortäuscht.

Protoconch: Der Protoconch umfaßt etwa 2,5 Windungen und erreicht eine Gesamthöhe von 330 µm. Die Initialkalotte ist 60-70 µm breit. Die erste Windung ist schwach aufgebläht und mißt etwa 140-150 µm im Durchmesser. Die zweite Windung zeigt Reste einer spiralen Körnelung, ist aber schlecht erhalten. Ein Larvalhaken markiert den Übergang zum Teleoconch, ist aber nicht gut erhalten.

Bemerkungen: SCHENK (1970) beschrieb einzelne Formen, bei denen die Axialrippen opisthocyrt gebogen sind und einander auf den folgenden Windungen nicht entsprechen. Wahrscheinlich handelt es sich um Formen, die zu *Echinobathra* zu stellen sind. Ebenso entsprechen wohl auch von der Krumbachalm beschriebene Exemplare mit opisthocyrt gebogenen Axialrippen und einer kantengerundeten Schlußwindung bei konvexer Apertur *Echinobathra*. FABRE-TAXY (1948) beschrieb aus dem Turon der Provence (Allauch, La Mède) eine Form als *Tympanotonus Vasseuri mut. articulatum*, die morphologisch der Beschreibung der Gosauformen entspricht und die gleiche Art darstellen könnte.

Gattung *Hermiella* n.g.
(Taf. 5, Fig. 1, 3, 4)

T y p u s : *Ebala tuberculata* SCHENK 1970.

D e r i v a t i o n o m i n i s : Nach Herrn Prof. Dr. D. HERM, München, der in der Brandenberg-Gosau Sedimentationszyklen und Fossilvergesellschaftungen beschrieb.

D i a g n o s e : Das Gehäuse ist juvenil eikegelförmig, adult zylindrisch und umfaßt 10-12 Windungen. Es ist max. 10 mm hoch bei einer Breite von bis zu 3 mm. Die Mündung ist spitz elliptisch, der Außenrand gemäß der opisthocyrten Anwachsstreifung leicht geschwungen. Der planktotrophe Protoconch ist mit zwei medianen Kielen und untergeordneten feinen Leistchen spiral ornamentiert.

Art *Hermiella tuberculata* (SCHENK 1970)
(Taf. 5, Fig. 1, 3, 4)

1970 *Ebala tuberculata* SCHENK: 126, Taf. 3, Fig. 10 a,b

M a t e r i a l : Neben den abgebildeten Exemplaren, 1996 III 36-37, wurden 24 weitere untersucht.

B e s c h r e i b u n g : Vom Gehäuse sind meist sechs bis sieben Windungen erhalten. Bei adulten Stücken muß von einer Windungzahl von etwa 12 ausgegangen werden. Juvenile Stücke bis etwa 4 mm Höhe sind von eikegelförmiger Gestalt, wobei die letzte Windung etwa die Hälfte der Höhe erreicht. Bei adulten Exemplaren nimmt der Schlußumgang etwa $^1/_4$ bis $^1/_3$ der Gesamthöhe ein. Im Verlauf der Ontogenese nimmt der Apikalwinkel von ca. 30° auf 10° ab. Der Teleoconch beginnt mit unverzierten zylindrischen bis schwach konvexen Windungen, die zunächst rasch, dann langsamer an Breite zunehmen. Auf den letzten vier bis fünf Windungen differenzieren sich schwache axiale Rippen, die untergeordnet spiral gestreift sind. Die Skuptur kann zur Schlußwindung hin abgeschwächt sein oder ganz verschwinden. Auf den letzten drei bis vier Umgängen tritt unterhalb der Naht ein markanter, gekörnelter Gürtel hervor, der auf der Schlußwindung am deutlichsten ausgeprägt ist. Die Mündung ist spitz-elliptisch, der Außenrand gemäß der opisthocyrten Anwachsstreifung leicht geschwungen.

P r o t o c o n c h : Der Protoconch umfaßt 2,5 Windungen und ist 260 µm hoch. Die Initialkalotte ist etwa 50 µm breit. Nach einer glatten 120-140 µm messenden Windung setzen zwei gleichmäßige spirale Kiele ein, die Reste einer Körnelung zeigen. Basal und apikal ist der Umgang durch zwei weitere Leistchen abgesetzt. Den Übergang zum Teleoconch bildet ein Larvalhaken.

B e m e r k u n g e n : Die Art wurde von SCHENK (1970) der Gattung *Ebala* LEACH 1847 innerhalb der Pyramidellidae zugeordnet. Die Untersuchungen des Protoconches haben ergeben, daß keine Heterostrophie vorliegt, wie sie *Ebala* und Verwandte charakterisiert (BANDEL 1986, SCHRÖDER 1995). Vielmehr ist eine dem planktotrophen Veligerstadium entsprechende Larvalschale erhalten, die mit den charakteristischen spiralen Kielen eine Verwandtschaft innerhalb der Cerithioidea dokumentiert. Die Art ist mit Brackwasserformen vergesellschaftet, so daß *Hermiella* eine brackisch-lagunäre Lebensweise zugeordnet werden kann.

Familie Cassiopidae Kollmann 1979 (= Glauconiidae Pchelintsev 1953)

Gattung *Cassiope* Coquand 1865
(Taf. 5, Fig. 5-7)

Typus: *Cerithium kefersteinii* Münster in Goldfuss 1844.

Beschreibung der Gattung: (nach Cleevley & Morris 1988) Das breite, turriculate oder cyrtocone Gehäuse mit gleichmäßigen Windungen wird durch glatte oder geknotete Spiralreifen ornamentiert. Opisthocyrte Anwachsstreifung formt auf der oberen Hälfte der Windung einen deutlichen Sinus. An der Mündung verläuft der Rand der Außenlippe gemäß der opisthocyrten Anwachsstreifung. Die Basis ist schwach gekerbt oder leicht in Wachstumsrichtung geschwungen.

Bemerkungen: Der noch häufig gebrauchte Gattungsname *Glauconia* (Giebel 1852) stellt ein nomen nudum dar. Dieses wurde erstmals von Stoliczka (1868) im beschreibenden Sinne verwendet. Cossmann (1909) stellte die Typusart für das Taxon auf. Dennoch ist der Gattungsname ungültig, da die Erstbeschreibung der Gattung auf Zekeli (1852) zurückgeht (*Omphalia* Zekeli 1852). Dieser Name war jedoch bereits durch die Nautiliden-Gattung *Omphalia* de Haan 1825 besetzt. So wurde der heute gültige Ersatzname *Cassiope* Coquand 1865 geprägt.

Art *Cassiope kefersteinii* (Munster in Goldfuss 1844)
(Taf. 5, Fig. 5-7)

1844 *Cerithium kefersteinii* Munster in Goldfuss: 36, Taf. 174, Fig. 11.

1852 *Omphalia kefersteinii* Zekeli : 27, Taf. 2, Fig. 3 a-e.

1984 *Hexaglauconia (Hexaglauconia) schenki* Mennesier: 46, Taf. 10, Fig. 10.

1984 *Hexaglauconia (Hexaglauconia) fallaciosa* Mennesier: 43, Taf. 11, Fig. 2-3.

1988 *Cassiope kefersteinii* (Munster) - Cleevley & Morris: 245, Fig. 4.

Material: Die abgebildeten Exemplare, 1996 III 39-40, sowie zahlreiche weitere.

Beschreibung: Das bis 4 cm hohe Gehäuse ist von kegelförmiger, apikal zugespitzter Gestalt. Meist sind nur fünf Windungen erhalten, der Apex fehlt bei adulten Stücken immer. Vollständige Exemplare zählten wohl mindestens 10 Windungen. Der Apikalwinkel beträgt 30-40°. Der Teleoconch setzt mit zwei Spiralkielen ein, wobei der oben auf der Windung gelegene nur als sehr schwache, kaum wahrnehmbare Erhebung ausgebildet ist. Der basale Kiel tritt deutlich in der Nähe der Naht hervor, so daß juvenile Stücke ein charakteristisches Pagodenförmiges Aussehen besitzen. Ab der vierten Windung treten dann noch sukzessive weitere Spiralreifen hinzu, wobei die Dominanz des zweiten Kiels bestehen bleibt und die folgenden unterhalb in Nahtnähe angeordnet sind. Im weiteren Verlauf der Ontogenese treten neben dem dominanten Spiralreifen meist noch ein bis zwei weitere stärker hervor, die übrigen schwächen sich ab. Häufig sind die Adultwindungen dann also nur durch drei spirale Reifen gekennzeichnet, wobei zwei basal in Nahtnähe und einer im adapikalen Teil der Windungen angeordnet sind. Zwischen dem mittleren und oberen Reifen ist ein bis 2 mm breites, flaches oder schwach gewölbtes Feld ausgebildet, das glatt ist oder von bis zu acht (meist vier) feinen Zwischenfäden ornamentiert wird. Es treten auch Exemplare auf, bei denen die drei Spiralreifen in gleichem Abstand über die Windungen verteilt angeordnet sind. Hier grenzen der obere und der basale jeweils an die Naht. Der mittlere schwächt sich bei einigen Stücken ab und verschwindet. So entsteht ein breites Feld, das glatt oder untergeordnet spiralgestreift ist. Die Hauptspiralstreifen sind verschiedenartig ausgebildet. Häufig liegen glatte, bandartige Reifen vor, die nur von einer opisthocyrten Anwachsstreifung gequert werden. Bei vielen Stücken sind die Reifen mehr oder

weniger stark eingeschnürt, so daß sich eine knotige Skulptur bildet. Oft schwacht sich die Skulptur vom Basisreifen zum Oberteil der Windungen ab. Bei einigen Exemplaren sind die basalen Reifen deutlich eingeschnürt, der obere aber ist glatt. Die leicht gewellte Naht ist meist eingesenkt, manchmal wird sie von einer schwachen Nahtwulst begleitet. Die Mündung hat eine gestrecktovale, mehr oder weniger vertikal angeordnete Form, ist aber meist zerbrochen.

Protoconch: Der Protoconch umfaßt drei Windungen und erreicht eine Höhe von ca. 320 µm. Die Initialkalotte ist 50 µm breit, der Durchmesser der ersten aufgeblähten Windung beträgt etwa 120 µm. Mit Einsetzen der zweiten Windung treten zwei deutliche Spiralkiele hervor. Auf den Spiralkielen und zwischengeschaltet finden sich Reste einer spiralen Körnelung. Der Übergang Protoconch/Teleoconch ist durch einen Larvalhaken gekennzeichnet.

Bemerkungen: SCHENK (1970) wies auf die große Variabilität dieser Art hin. Er fand lückenlose Übergänge zwischen Exemplaren mit zwei und drei Hauptspiralreifen, trennte aber dennoch die zweireifigen Formen als neue Unterart „*Glauconia (G.) kefersteinii bicostata*" von *kefersteinii* ab. CLEEVLEY & MORRIS (1988) und MENNESSIER (1984) sahen in der zweireifigen Form gar eine eigene Art, ohne dies allerdings zu begründen. Unsere Untersuchungen ergaben, daß zwischen den zweireifigen und den dreireifigen Formen vermittelnde Zwischenformen existieren. Formen mit mehr oder weniger abgeschwächtem Mittelreifen treten auch bei Individuen in ein und derselben Schicht auf. Von der abweichenden Skulptur abgesehen sind die Schalen bezüglich der Gehäuseabmessungen aber ähnlich. Aufgrund dieser Tatsachen ist es nicht gerechtfertigt, die zweireifige Variation als Unterart oder gar eigene Art von *C. kefersteinii* zu trennen.

Die von früheren Bearbeitern (MERTIN 1939, SCHENK 1970) als eigene Art betrachtete „*Glauconia*" *ornata* (DRESCHER 1863) ist ebenfalls als Variation innerhalb von *C. kefersteinii* zu sehen. Diese durch zwei bis drei vorwiegend glatte, bandartige Reifen spiral ornamentierte Variante wurde von CLEEVLEY & MORRIS (1988) als mögliche eigene Art betrachtet. Die Autoren vermuteten nämlich, daß die Formen mit zwei Spiralreifen in einem Milieu herabgesetzter Salinität gelebt haben könnten, wogegen die dreireifigen vollmarine Tiere gewesen seien. Die Autoren begründen den marinen Lebensraum von *C. kefersteinii* mit Funden im Atzl-Graben, der von ihnen als marine Sequenz bezeichnet wird (: 276). Die Schichtenfolge, auf welche sich die Autoren beziehen, entstand aber im nicht vollmarinen Milieu, sondern ist als Ablagerung einer ruhigen Lagune mit herabgesetzter Salinität zu interpretieren (HERM 1977: 267). In Brandenberg treten zwei- und dreireifige Formen häufig auch in einer Schicht auf (s.o.). Sie bildeten mit *Corbicula* und anderen Brackwasserorganismen typische Vergesellschaftungen der ruhigen Lagune. Vergesellschaftungen auch mit Nerineen und Actaeonellen belegen aber auch eine Toleranz gegenüber normalmarinen und hochenergetischen Bedingungen, wobei allerdings wechselnde Salinitäten auftraten. VAUGHAN (1988) untersuchte Individuen von *C. kefersteinii* auf Kohlenstoffisotopengehalt (13C) zur Ermittlung der Paläosalinität bei Fossilien der Zöttbachalm und ermittelte Werte, die auf ein brackisches Milieu hindeuten (1988 : 188, Tab. 4.2). *C. kefersteinii* kann also als Vertreter des Brackwassers im Ästuar mit Toleranz gegenüber vollmarinen Bedingungen interpretiert werden.

Die „Glauconien" wurden in der Vergangenheit häufig den Thiaridae zugeordnet (z. B. WENZ 1938, SCHENK 1970), bis sie als eigene Familie Glauconiidae PCHELINTSEV 1953 syn. Cassiopidae KOLLMANN 1979 innerhalb der Cerithioidea gestellt wurden. Ihre genaue Stellung innerhalb der Cerithioidea war bisher unklar (BANDEL 1993). Bei einem Exemplar von *C. kefersteinii* aus dem Nachberggraben ist ein multispirales Operculum mit zentralem Nucleus erhalten (Taf. 5, Fig. 7). Dieses ähnelt Opercula rezenter Potamididae und deutet auf eine Verwandtschaft der Cassiopidae innerhalb der Certhioidea zu dieser Familie tropischer und subtropischer Küstensumpfschnecken. Der Protoconch belegt ein planktotrophes

Veligerstadium. Die zwei Spiralkiele und die spirale Körnelung zeigen Ähnlichkeit mit der Skulptur der frühontogenetischen Windungen der Procerithiidae (SCHRÖDER 1995, BANDEL 1993, GRÜNDEL 1974), was die systematische Stellung der Cassiopidae innerhalb der Cerithioidea bestätigt.

Familie Melanopsidae

Gattung *Melanopsis* FÉRUSSAC 1807
(Taf. 6, Fig. 1-2)

Beschreibung: Gattungstypus ist *Buccinum praemorsum* LINNÉ 1758 aus dem Süßwasser verschiedener Lokalitäten, die um das Mittelmeeer herum gelegen sind (GLAUBRECHT 1994). Die Schale ist von eikegeliger Gestalt mit abgeflachten Windungen und hoher Apertur, die vorne einen breiten Ausguß bildet und an der apikalen Seite des Innenlippenkallus eine Schwiele hat. Der Protoconch ist einfach, nicht klar vom Teleoconch abgesetzt und 0,2 bis 0,4 mm breit. Ein offener Umbilicus ist nicht entwickelt und die Windungen können sich weit umfassen.

Bemerkungen: BANDEL & RIEDEL (1994, Pl.11, figs. 9-10; Pl.12, fig.1) beschrieben die spätkretazische *Melanopsis ajkaensis* TAUSCH 1886 aus Ajka in Ungarn im Detail. Hier besteht die etwa 5 mm hohe Schale aus etwa 9 Windungen von denen die erste 0,23-0,27 mm breit ist. Als Ornament liegen nur Anwachssteifung vor und die Mündung erweist sich als diagnostisch. *Melanopsis baconica* OPPENHEIM 1892 ist durch eine etwas schwachere Kallusausbildung der Innenlippe gekennzeichnet, wie sie jugendliche Schalen bei *Melanopsis* ganz allgemein zeigen. *Melanopsis pauli* BANDEL & RIEDEL 1994 aus dem Csingertal bei Ajka im Bakony Gebirge ist etwas breiter (BANDEL & RIEDEL 1994, Taf.12, Fig.2-6) und die Windungen umfassen sich noch mehr. Ansonsten ähnelt sie der anderen Art aus dem Kreideastuar Ajkas. Der Protoconch und die jugendlichen Windungen von *M. ajkaensis* unterscheiden sich kaum von jenen von *M. pauli* und nur die Gestalt des *Teleoco*nches trennt beide voneinander. Die moderne zirkummediterrane Art *Melanopsis praemorsa* ist großer und der Protoconch ist glatt, nicht runzelig wie bei den kretazischen Arten (RIEDEL 1993). Die Gosauart *Melanopsis laevis* wurde von SCHENK (1970) mit *Melanopsis* aus der Kreide von Quedlinburg verglichen und der gleichen Art zugerechnet.

Art *Melanopsis crastina* VIDAL 1874

1949 *Melanopsis crastina* VIDAL - BATALLER: 79, Fig.554.

Material: Es wurden drei Exemplare aus der Sammlung der Autoren untersucht.

Beschreibung: Aus dem Isona-Member der Tremp-Formation bei Isona beschrieben HARBECK (1989, Taf. 2, Fig. 4, 5; Taf. 10, Fig.13-16) und ZIELINSKI (1989, Taf. 8, Fig. 5,6) *Melanopsis crastina* VIDAL 1874. Die fusiforme Schale ist mit etwa acht Windungen 2 bis 2,5 cm hoch und 7 bis 9 mm breit mit der großten Breite etwas apikal der Schalenmitte. Die letzte Windung umfaßt etwa zwei Drittel der Schalenhohe und die abgeflachten Windungen umgreifen die nachstalteren stark. Die Mundung weist ein dickes Kalluskissen im engen apikalen Teil auf und ist vorne zu einem Kanal ausgezogen. Die erste napfförmige Schale ist etwa 0.12 mm breit und nicht vom Teleoconch abgesetzt.

Art *Melanopsis serchensis* VIDAL 1874
(Taf 6, Fig. 1-2)

1874 *Melanopsis serchensis* VIDAL - 28, fig. 14a.
1949 *Melanopsis serchensis* VIDAL - BATALLER: 80, Fig. 555.

Material: Das abgebildete Exemplar, 1996 III 41, sowie neun weitere.

Beschreibung: Die etwa 15 mm hohe Schale besteht aus 9 bis 10 Windungen und zeigt ihre größte Breite etwa in der Mitte der letzten Windung. Der Teleoconch ist etwas schlanker als jener von *M. crastina* aber die Windungen überlappen einander in ähnlicher Weise. Die letzte Windung macht etwa die Hälfte der Gesamthöhe aus. Die Apertur weist die zugespitze eiförmige Gestalt auf und ist durch ein dickes Kalluspolster im apikalen Teil der Innenlippe gekennzeichnet. Der Protoconch besteht aus drei Windungen und endet mit einem Mündunghaken, der weit vorspringt. Die Embryonalwindung mißt 0,09 mm im Durchmesser und der ganze Protoconch ist etwa 0,2 mm hoch. Das Ornament der Larvalschale ist nicht erhalten (HARBECK 1989, Taf. 2 Fig. 1-3, Taf. 10, Fig. 8-12).

Vergleich: *Melanopsis ajkaensis* (BANDEL & RIEDEL 1994, Pl.11, Fig.9) ist schlanker als *Melanopsis pauli* (BANDEL & RIEDEL 1994, Pl. 12, figs. 2,3), die sich von *Melanopsis crastina* (HARBECK 1989) dadurch unterscheidet, daß ihre größte Breite in der Schalenmitte gelegen ist. *Melanopsis serchensis* unterscheidet sich von den beiden anderen kretazischen Arten durch die Gestalt des tönnchenförmigen Protoconches (HARBECK 1989: Taf. 2, Fig. 1-3), während die Teleoconchgestalt jener von *Melanopsis pauli* ähnelt. HARBECK (1989) stellte fest, daß *Melanopsis serchensis* zusammen mit „*Neritoplica*" und *Deianira* sowie der Muschel *Corbicula* im Brackwassermilieu lebte. *Melanopsis crastina* lebte hingegen im stärker vom Sußwasser beinflußten ästuarinen Bereich zusammen mit *Pyrgulifera* und *Echinobathra* (HARBECK 1989 Fig. 56, 58). *Melanopsis serchensis* stellt einen kretazischen Vertreter jener Melanopsiden dar, der wie die moderne *Zemelanopsis trifasciata* von Neuseeland eine planktotrophe marine Larve besitzen (BANDEL 1993, GLAUBRECHT 1994, Taf. 24, Fig. 8, 9).

Familie Pseudamaurinidae n. fam.

Diagnose: Naticoide niedere Caenogastropoden mit eikegelförmiger, großer Schale. Die Windungen sind oben gewölbt oder abgeflacht und die Endwindung ist groß, rundlich bis eiförmig. Die Innen- und Kolumellarlippe ist mit einfachem Kallus verdickt.

Gattung *Pseudamaura* P. FISCHER 1885
(Taf. 6, Fig. 3-6)

Typus: *Pseudamaura bulbiformis* (SOWERBY [*Natica*]) aus der Gosau-Kreide.

Gattungsbeschreibung: Das große, dickschalige, eiförmige bis eikegelförmige Gehäuse ist nicht genabelt oder zeigt einen schmalen Nabelschlitz. Die Windungen sind gerundet oder gestuft. Die Apertur ist nahezu oval oder spindelförmig. Die Innenlippe kann einen dicken Columellar- und Parietalkallus haben.

Bemerkungen: Wahrscheinlich liegen mit der Gattung *Pseudamaura* Caenogastropoden aus der Verwandtschaft der Cerithioidea vor. Eine ganz ähnliche Gestalt zeigen etwa rezente Sußwasser-Cerithioidea wie *Cleopatra*, *Balanocochlis* oder *Paludomus*. Ähnliche Gehäuse weisen aber auch Vertreter der Amphibolidae (Archaeopulmonata) auf. Aufgrund des schlechten Erhaltungszustandes der Protoconche ist allerdings nicht zu entscheiden, ob Heterostrophie vorliegt. Die systematische Stellung dieser offenbar nicht den Naticidae zugehörigen

und doch von der Teleoconchgestalt ihnen so ähnlich wirkenden Schnecken muß noch offen bleiben. Sie lassen sich mit ähnlichen Formen Indiens und Südafrikas in Verbindung setzen, die ebenfalls mit einiger Sicherheit keine räuberischen Caenogastropoden darstellen, wie es die Naticiden sind. Wenn fossile Naticidae vorlagen, mußten sich wie im Rezenten in großer Anzahl Naticiden-Bohrlöcher in Schalen der Beutetiere finden. Diese fehlen jedoch in Brandenberg trotz der Häufigkeit der Gattung *Pseudamaura*.

Art *Pseudamaura lyrata* (SOWERBY 1831)
(Taf. 6, Fig. 3-6)

1852 *Natica lyrata* (SOWERBY) - ZEKELI: 46, Taf. 8, Fig. 5.
1865 *Natica lyrata* (SOWERBY) - STOLICZKA: 45, 114.
1970 *Ampullina lyrata* (SOWERBY) - SCHENK: 130, Taf. 3, Fig. 13 a,b.

Material: Die abgebildeten Exemplare, 1996 III 42-43, sowie neun weitere.

Beschreibung: (nach SCHENK 1970) Das dünnschalige, kugelige Gehäuse erreicht eine Höhe von 4 cm und eine Breite bis zu 3 cm. Die Windungen bilden in zunehmendem Maße Rampen aus, die sich auf der Endwindung bis auf 0,4 cm verbreitern. Die Umgänge sind von zwei bis vier feinen Reifen, denen noch feinere zwischengeschaltet sein können, spiral ornamentiert. Die Spiralreifen endigen mit der vorletzten Windung. Eine äußerst feine orthokline Zuwachsstreifung bedeckt die Umgänge. Die Mündung ist von schief halbkreisförmigem Umriß und ist im Nahtbereich etwas vorgezogen. Der Mündungsrand ist scharf begrenzt.

Protoconch: Der Protoconch umfasst etwa 1,7 Windungen bei einem Durchmesser von 0,31 mm. Er ist durch einen Absatz auf der Schale vom Teleoconch abgesetzt. Die erhebliche Größe der ersten Windung von ca. 180 µm deutet auf eine dotterreiche Frühontogenese, evtl. in Gestalt eines lecithotrophen Veligers hin.

Vergleich: Eine sehr ähnliche Form beschrieb HARBECK (1989: Taf. 11, Fig. 8 a,b) aus dem Maastricht von Isona (Pyrenäen, Spanien). Der Protoconch einer als *Ampullina sigaretina dudariensis* STRAUSZ 1966 aus der Brackwasserfazies des Kohlebeckens von Dudar im ungarischen Bakonygebirge beschriebenen Form zeigt große Ähnlichkeit zu den frühontogenetischen Windungen der Brandenberger Spezies. Er weist große Unterschiede zu den Protoconchen moderner Naticiden auf, welche durch eine fein spiralig ornamentierte Larvalschale gekennzeichnet sind. DOCKERY (1993: Pl. 20, Fig. 15) beschrieb *Ampullina potens* WADE 1926 aus der Coffee Sand-Formation des Campans von Mississipi mit schlankem *Salinator*-ähnlichen Gehäuse.

3.3 Unterklasse Heterostropha FISCHER 1885

Ordnung Allogastropoda HASZPRUNAR 1985

Gattung *Anomalorbis* PAUL 1991
(Taf. 7, Fig. 1-6)

Beschreibung der Gattung: Das kleine, nahezu planspiral aufgerollte Gehäuse umfaßt etwa vier Windungen mit angularer Apertur. Die Außenseiten der Windungen sind gekielt und untergeordnet mehr oder weniger deutlich spiral gestreift. Das Gehäuse ist apikal abgeflacht, umbilikal gerundet mit tiefem, offenen Umbilicus. Der Protoconch beginnt sinistral mit der Embryonalschale, die ein schwaches Grübchenmuster zeigt. Im Verlauf der axial gefalteten

Larvalschale wechselt der Drehsinn in die schwach dextrale bis planspirale Aufrollung. Ein deutlicher Absatz auf der Schale dokumentiert den Übergang zum Teleoconch.

Vergleich: PAUL (1991) beschrieb die Gattung *Anomalorbis* aus dem britischen Eozän von Hampshire. Der Autor gab als Lebensbereich das vollmarine bis brackische Milieu an. In ein solches ästuarines Milieu könnten die leichten Gehäuse auch vom Gezeitenstrom eingeschwemmt worden sein. Sehr ähnliche Schnecken sind auch aus dem Eozän (Lutet) von Saffré (Pariser Becken) bekannt (eigene Daten) und hier aus vollmarinem Milieu. *Anomalorbis* erinnert besonders auch hinsichtlich der Protoconchmorphologie an Stuoraxidae, die bereits aus den St.Cassian-Schichten (späte Trias) der Dolomiten beschrieben wurden (BANDEL 1996). Jedoch fehlt bei *Stuoraxis* der markante Spiralkiel des Teleoconches. Sehr ähnliche Formen treten auch rezent vor der Küste Cebus (Philippinen) auf (BANDEL 1991b: Taf. 7, Fig. 1). Der Protoconch gleicht auch jenem mancher Vertreter der Orbitestellidae, deren Teleoconch jedoch Axialrippen trägt und sich so klar von *Anomalorbis* unterscheidet (BANDEL 1991b: Taf. 7, Fig. 5).

Art *Anomalorbis brandenbergae* n.sp.
(Taf. 7, Fig. 3, 4, 6)

Material: Holotypus, 1996 III 1, sowie drei Paratypen, 1996 III 2-4, und vier weitere Exemplare.

Derivatio nominis: Nach der Typuslokalität bei Brandenberg in Tirol/Österreich.

Locus typicus: Zottbach-, Krumbach- und Nachbergalm bei Brandenberg (Tirol/Österreich).

Stratum typicum: siltige Mergel, Oberconiac/Untersanton der nordalpinen Gosau.

Beschreibung: Das dextrale Gehäuse mit zumeist vier erhaltenen, nahezu planspiral aufgerollten Windungen erreicht einen maximalen Durchmesser von 1,4 mm. Die Außenseite der Windungen weist einen markanten Kiel auf und ist untergeordnet mehr oder weniger deutlich spiral gestreift. Der marginale Spiralkiel trennt die Schale in eine abgeflachte apikale und eine gerundete umbilikale Seite mit tiefem, offenem Umbilicus. Der Protoconch umfasst etwa 1,5 Windungen bei 160 µm Durchmesser. Er beginnt sinistral (Embryonalschale und frühe Larvalschale). Im weiteren Verlauf wendet sich die Larvalschale in die planspirale und dann schwach dextrale Aufrollung ein. Die Embryonalschale zeigt ein schwaches Grübchenmuster. Auf der letzten halben Windung des Protoconches treten acht bis zehn deutliche axiale Falten auf und im Übergang Protoconch/Teleoconch ist ein deutlicher Absatz ausgebildet (aperturale Verdickung des Pediveligers).

Art *Anomalorbis harbecki* n.sp.
(Taf. 7, Fig. 1, 2, 5)

Material: Holotypus, 1996 III 5, sowie drei Paratypen, 1996 III 6-8, und drei weitere Exemplare.

Derivatio nominis: Nach Klaus HARBECK, der die Art im Rahmen seiner Diplomarbeit bei Isona im Becken von Tremp fand.

Locus typicus: Östlich von Isona im Becken von Tremp, Südpyrenäen, Spanien.

Stratum typicum: siltige Mergel; Isona-Member der Tremp-Formation, frühes Maastrichtium.

Beschreibung: Das planspiral aufgerollte Gehäuse erreicht einen maximalen Durchmesser von 1,7 mm und umfasst etwa vier Windungen. Die Umgänge des Teleoconchs weisen als Ornament zwei kräftige spirale Kiele im oberen und unteren Drittel auf. Die Kiele trennen die glatten Flanken von der apikalen Fläche und der umbilikalen Basis, die durch

jeweils vier weitere Spiralstreifen verziert sind. Der Protoconch umfasst etwa 1,25 Windungen bei einem maximalen Durchmesser von ca. 160 µm. Im Verlauf des ersten Drittels des Protoconchs tritt ein Wechsel von der Links- zur Rechtswindung ein: Der linke Windungssinn geht also schon in der Embryonalschale in die Planspirale über. Sie umfaßt gut 2/3 des Protoconches und wird von einem Grübchenmuster bedeckt. Das letzte Drittel des Protoconchs wurde wohl während eines kurzen planktotrophen Veligerstadiums gebildet. Hier sind axiale Falten ausgebildet. Den Übergang zum Teleoconch bildet ein deutlicher Absatz auf der Schale, der einer Aperturverdickung der ausgewachsenen Schale des Pediveligers entspricht.

Bemerkungen: Die ähnlichen Orbitestellidae leben rezent in Algendickichten des Litorals unter anderem auch vor der Küste Cebus (Philippinen), wo sie wahrscheinlich mittels der Zähne ihrer Radulae Algenzellen öffnen und sich von dem Zellsaft ernähren (Bandel 1991b: 462). Eine analoge Lebensweise und entsprechendes Habitat im Flachmeer können für die Gosau- und Trempformen angenommen werden. Da die Schalen von *Anomalorbis* in den Sedimenten des brackisch lagunären Ablagerungsraumes auftreten, reflektieren sie vollmarine Phasen in der Ablagerungsgeschichte, die aber nicht länger als einige Monate gewährt haben müssen.

Überfamilie Nerineoidea Zittel 1873

Familie Nerineidae Zittel 1873

Gattung *Parvonerinea* n.g.
(Taf. 8, Fig. 1,2,6,7)

Typus: *Parvonerinea nachbergensis* n.g.n.sp.

Derivatio nominis: Nach der geringen Größe dieser Art der Nerineidae.

Diagnose: Das Gehäuse ist zylindrisch-kegelförmig, erreicht eine Höhe von 9 mm und eine Breite bis 4 mm. Die Umgänge werden durch glatte oder gekörnelte Spiralreihen ornamentiert. Die Internmorphologie der Windungen charakterisiert eine langgestreckte, schlanke Columellarfalte und eine kräftige, scharf zugespitzte Parietalfalte. Der Protoconch umfaßt eine sinistrale Windung und seine Achse bildet mit der des Teleoconches einen Winkel von etwa 80°.

Vergleich: In der Literatur wurden Kleinformen von Nerineen aus dem Brandenberger Raum als „Nerineenbrut" bezeichnet (z.B. Schenk 1970). Die Untersuchungen an Exemplaren aus dem Nachberggraben ergaben jedoch, daß mit *Parvonerinea nachbergensis* eine eigene kleinwüchsige Art vorliegt. Am deutlichsten unterscheidet sich diese Form von den Großformen der Untergattung *Simploptyxis* hinsichtlich des internen Faltenbildes: *Parvonerinea nachbergensis* weist mit einer Columellar- und einer Parietalfalte lediglich zwei interne Falten auf, während bei *Simploptyxis* vier interne Falten ausgebildet sind. Pchelintsev (1968) beschrieb mit *Diptyxis* und *Cylindroptyxis* zwei Gattungen aus dem Kaukasus (1968: Taf. 7, Fig. 2-9), die ein ähnliches Faltenbild aufweisen und möglicherweise näher mit *Parvonerinea* verwandt sind. Die Arten dieser Gattungen unterscheiden sich jedoch von *P. nachbergensis* deutlich durch größere Abmessungen. Bei *Diptyxis* ist zudem die Parietalfalte länger als die Columellarfalte.

Art *Parvonerinea nachbergensis* n.g.n.sp.
(Taf. 8, Fig. 1,2,6,7)

Material: Holotypus, 1996 III 9, neun Paratypen 1996 III 10-13, 15, 16-19, sowie das abgebildete Exemplar, 1996 III 14, und zahlreiche weitere.

Derivatio nominis: Nach der Typuslokalität Nachbergalm.

Locus typicus: Nachbergalm, Brandenberg, Tirol/Österreich.

Stratum typicum: Siltige Mergel, Oberconiac/Untersanton.

Beschreibung: Die Exemplare zeigen die typische Erhaltung der Nerineen in der Brandenberg-Gosau, bei der Apex und Mündung bei den adulten Individuen fehlen. Meist zählt das zylindrisch-kegelförmige Gehäuse acht bis zehn erhaltene Windungen bei einer maximalen Höhe von 0,9 cm und einer Breite von bis zu 0,4 cm. Die ersten zwei Umgänge des Teleoconchs sind von der opisthoclinen Anwachsstreifung abgesehen glatt. Dann differenzieren sich zwei deutliche Spiralreifen heraus, von denen der obere jeder Windung in etwa 25 gleichmäßige Abschnitte eingeschnürt ist. Der kräftiger ausgebildete basale Reifen ist in unregelmäßigen Abschnitten schwach eingeschnürt oder bleibt glatt. Im weiteren Verlauf der Ontogenese treten noch zwei mehr oder weniger deutlich ausgeprägte glatte oder unregelmäßig gekörnelte Spiralbänder hinzu, wobei eines in der Nähe der Naht, das zweite nahe der Basis angeordnet ist. Die Basis des Schlußumgangs trägt zusätzlich drei bis fünf glatte Spiralbänder. Das Windungsinnere ist durch zwei einfache Falten gekennzeichnet. Hiervon ist die längere schlanke die Columellarfalte und eine kräftige, scharf zugespitzte die Parietalfalte.

Protoconch: Der glatte Protoconch umfaßt eine sinistrale Windung und erreicht eine Höhe und Breite von etwa 200 µm. Der Wechsel von der Linkswindung zur Rechtswindung erfolgt im Übergang vom Protoconch zum Teleoconch. Der Übergang zum dextralen Teleoconch ist durch einen deutlichen Absatz auf der sonst glatten Schale gekennzeichnet. Die Windungsachsen von Protoconch und Teleoconch schließen einen Winkel von etwa 80° ein.

Bemerkungen: Die Morphologie und Abmessungen des Protoconches von *Parvonerinea nachbergensis* sind typisch für das, was in dieser Hinsicht bisher von Nerineoidea bekannt ist. So gleichen Protoconche von Arten der Familien Nerinellidae und Nerineidae in VAUGHAN (1988: 222, 223) dem von *P. nachbergensis*. Auch die von HARBECK (1989: Taf. 5, Fig. 3, 4) abgebildeten Formen aus der Tremp-Formation der Südpyrenäen zeigen Ähnlichkeit (siehe Taf. 8, Fig. 3). *P. nachbergensis* tritt im Nachbergraben autochthon in siltigen Sedimenten auf. Sie charakterisiert hier den Biofaziesbereich B, eine Gastropodenvergesellschaftung des marinen bis leicht brackischen Milieus bei herabgesetzter Wasserenergie.

Gattung *Nerinea* DESHAYES 1827

Typus: *Nerinea mosae* DESHAYES 1827.

Beschreibung der Gattung: (nach VAUGHAN 1988) Das mittelgroße bis große Gehäuse ist dickschalig und konisch. Die Windungen sind konkav mit hervortretenden suturalen Rampen. Die Internmorphologie der Windungen zeigt zwei Columellar-, eine Parietal-, eine Palatal- und eine Basalfalte.

Untergattung *Simploptyxis* TIEDT 1958

Typus: *Nerinea nobilis* MÜNSTER in GOLDFUSS 1844.

Beschreibung: (nach TIEDT 1958) Das Gehäuse ist groß bis sehr groß. Die Umgänge sind fast eben bis konkav, glatt bis knotig, mit deutlichem, nicht verdickten Nahtband. An der